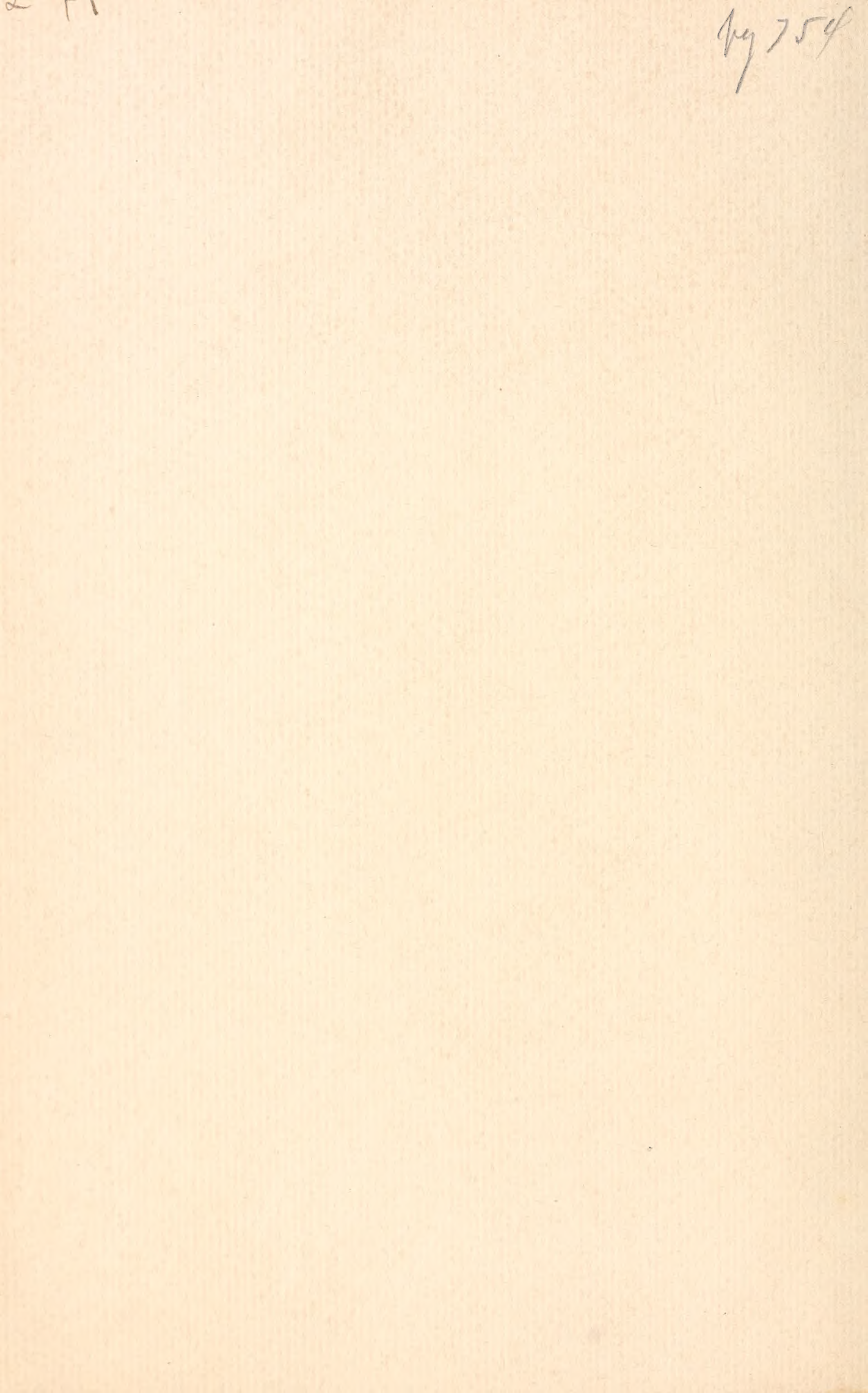












HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN UND EXPERIMENTELLEN

ENTWICKELUNGSLEHRE DER WIRBELTIERE

BEARBEITET VON

Prof. Dr. BARFURTH, Rostock, Prof. Dr. BRAUS, Heidelberg, Docent Dr. BÜHLER, Zürich, Prof. Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Prof. Dr. FELIX, Zürich, Prof. Dr. FLEMMING (†), Kiel, Prof. Dr. FRORIEP, Tübingen, Prof. Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Prof. Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Prof. Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Prof. Dr. RICHARD HERTWIG, München, Prof. Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Prof. Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Prof. Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFFER (†), München, Prof. Dr. MAURER, Jena, Prof. Dr. MOLLIER, München, Docent Dr. NEUMAYER, München, Prof. Dr. PETER, Greifswald, Docent Dr. H. POLL, Berlin, Prof. Dr. RÜCKERT, München, Prof. Dr. SCHAUINSLAND, Bremen, Prof. Dr. STRAHL, Gießen, Prof. Dr. WALDEYER, Berlin, Prof. Dr. ZIEHEN, Berlin

HERAUSGEGEBEN VON

DR. OSKAR HERTWIG

O. Ö. PROF., DIREKTOR D. ANATOM.-BIOLOG. INSTITUTS IN BERLIN

ERSTER BAND. ERSTER TEIL. ZWEITE HÄLFTE

MIT 673 ABBILDUNGEN IM TEXT







JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1906





Fünftes Kapitel.

Die erste Entstehung der Gefässe und des Blutes bei Wirbeltieren.

Von

J. Rückert und **S. Mollier** in München.

Vorwort.

In seinem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte leitet KÖLLIKER (1879) das historische Kapitel über die erste Gefäßentwickelung mit den Worten ein: „Ueber die erste Bildung der Gefäße und des Blutes herrschen wohl ebenso viele Ansichten, als Forscher sich über diesen Gegenstand ausgesprochen haben, was auf jeden Fall beweist, daß derselbe zu den schwierigsten gehört".

Diese Worte haben auch heute, nach 27 Jahren, noch ihre Berechtigung. Ist doch noch nicht einmal über die erste Frage, welche der Untersucher auf diesem Gebiete zu stellen gewohnt ist: aus welchem Keimblatt stammen Blut- und Gefäßendothelien? eine einhellige Auffassung erzielt.

Ueber die Histiogenese der Gefäßröhren sind bis in neueste Zeit Anschauungen geltend gemacht worden, die an die Verirrungen erinnern, welche die alte Hühnchenembryologie auf diesem Gebiete aufzuweisen hat. Und von einer morphologischen Klärung des Gegenstandes, wie sie der Lehre von der Keimblattbildung durch die Gastraea- und Cölomtheorie zu Teil geworden ist, kann vollends keine Rede sein. Diese Richtung ist, da vergleichend-embryologische Bearbeitungen der ersten Gefäßbildung ausstehen, noch nicht einmal angebahnt.

So ergab sich, nach dem Einblick in die große Literatur, die Notwendigkeit eigener Untersuchungen, wollten wir nicht unter Verzicht auf leitende Gedanken bloß eine Reihe chronologisch geordneter Einzelreferate liefern.

Von diesen eigenen Beobachtungen, welche ja leider aus Mangel an Zeit nur beschränkt sein konnten, ist aber unsere Darstellung beeinflußt worden, welche manchmal ausführlicher werden muß, als es für einen zusammenfassenden Bericht sonst üblich ist.

Wir haben uns dazu selbst die Erlaubnis aus der Ueberzeugung geholt, daß das Handbuch doch mehr ein Hilfsmittel für den sachverständigen Forscher, als ein Lehrbuch für den Anfänger sein wird.

Die beiden Verfasser haben das Ganze in gegenseitigem Gedanken-

austausch bearbeitet. Trotzdem möchte jeder einzelne von uns nur immer für die von ihm speziell untersuchten und mit seinem Namen gezeichneten Teile die Verantwortung tragen.

Die erste Anlage des Herzens bei den Wirbeltieren.

Von **S. Mollier.**

Die ersten geschlossenen Gefäße sind bei den Embryonen aller Wirbeltierklassen, welche geschlossene Gefäße bilden, Röhren mit einschichtiger, plattzelliger Wand.

Die allgemein durchgeführte Einteilung des Gefäßsystems in das Herz und die Gefäße ist daher erst von jenem Zeitpunkt giltig, wo die beginnende rythmische Kontraktion einen bestimmten Abschnitt der Gesamtanlage als Herz abzugrenzen erlaubt.

Wenn man trotzdem allgemein auch bei jüngeren Stadien von einer Herzanlage spricht, so geschieht das nur einer einheitlichen Beschreibung zuliebe; doch darf nicht vergessen werden, daß diese Vorstufen des Herzens nur topographisch abgrenzbare Teile einer einheitlichgebauten ersten Gefäßanlage sind.

Der einleitende Vorgang zur Bildung des Herzens besteht bei den Embryonen aller cranioten Wirbeltiere in dem Auftreten einer Anzahl von Zellen zwischen Entoderm und Mesoderm im distalen Abschnitt des Kopfes. Obwohl diese Zellen wie alle aus einem epithelialen Verband frei gewordene Elemente zunächst regellose Formen zeigen, sollen sie doch nicht Mesenchymzellen genannt werden. Es ist vielmehr besser, sie mit dem von Rückert eingeführten Namen als „Gefäßzellen“ zu bezeichnen.

Das Auftreten dieser ersten Gefäßzellen ist zeitlich bei Anamniern und Amnioten sehr verschieden. Sie erscheinen bei letzteren viel früher, wie das aus beistehender Tabelle ersichtlich ist:

Beim Sichtbarwerden der ersten Gefäßzellen besitzen die Embryonen der

Cyclostomen	etwa	25—30	Urwirbel
Selachier	„	17—18	„
Teleostier	„	12—13	„
Amphibien	„	10—12	„
Reptilien	„	3—5	„
Vögel	„	2—4	„
Säugetiere	„	2—3	„

Die Form und Lage der ersten Herzgefäßzellen ist von den nachbarlichen Organen, zwischen denen sie auftreten, beeinflußt. Es sind das der Kopfdarm einerseits und die Pericardialhöhle andererseits, deren viscerale Wand sie nach außen deckt.

Die Pericardialhöhle ist der vorderste Abschnitt der allgemeinen Leibeshöhle und reicht kranial bis in den 2. Kiemenbogen, dessen Höhle noch an ihrer Bildung teilnimmt (Rabl 1887). Aus der visceralen Wand der Herzbeutelhöhle entsteht nach übereinstimmenden Angaben alles Gewebe der späteren massigen Herzwand mit Ausnahme des Endothels, das aus den erwähnten ersten Gefäßzellen allein hervorgeht. Das Herzbindegewebe, die Muskulatur und das Epicard sind also Produkte der visceralen Cölomwand.

Den größten Einfluß auf die erste Lage und die Formentwickelung des Herzens nimmt der Darm, zu dem auch das Herz, wie das gesamte erste Gefäßsystem bestimmte topographische wie funktionelle Beziehungen besitzt.

Die Form des Kopfdarmes zur Zeit der ersten Anlage des Herzens ist aber zunächst von der Masse des Dotters abhängig. Bei Holoblastiern mit kleinem Dotter ist der ganze Darm von vornherein geschlossen, und der erweiterte Kopfdarm beginnt sich zu dieser Zeit durch Streckung des Embryo vom Dotter abzuheben. Bei Meroblastiern mit großem Dotter hingegen ist der Darm anfänglich flach auf dem Dotter ausgebreitet und wird erst durch einen langsamen Faltungsprozeß und folgende ventrale Abschnürung vom Dotter zum Rohr geschlossen. Bei gleicher Lagebeziehung zum Darm muß also die topographische Lage der Herzanlage bei Holoblastiern und Meroblastiern wechseln, ohne daß die maßgebenden Bildungsvorgänge verschieden zu sein brauchen. Bei Meroblastiern aber wird der Gang der einzelnen Entwickelungsbilder wieder verschieden sein können je nach der Zeit der Herzentstehung (z. B. Selachier spät, Amnioten früh). Endlich wird den eigentümlichen Charakteren, welche jede einzelne Wirbeltierklasse in ihrer Entwickelung kennzeichnen, Rechnung zu tragen sein.

Berücksichtigt man das Gesagte, so ergiebt sich die Notwendigkeit, einzelne Vorgänge bei der Herzbildung für Holoblastier und Meroblastier getrennt zu besprechen, während unter anderem auch der prinzipiell wichtige und bisher viel umstrittene Vorgang der ersten Genese der Herzgefäßzellen für alle Wirbeltierklassen gemeinsam abgehandelt werden könnte. So soll es im folgenden geschehen; nur die Herzentwickelung bei Teleostiern wird gleichzeitig mit der Beschreibung der Gefäß- und Blutbildung geschildert werden, aus Gründen, die in diesem Abschnitt sich von selbst ergeben werden.

Holoblastier.

Amphibien. Bei einem Embryo von Triton alp. mit 12 abgeschnürten Urwirbeln zeigt die an das Ektoderm angelegte ventrale Wand des blind geschlossenen Vorderdarmes eben jene quere in das Lumen einspringende Falte (*f*), welche die Mundbucht (*mb*) von der Leberbucht (*lb*) trennt (Fig. 670). Der durch die Falte an der Darmwand äußerlich hervorgerufene mediane enge Spalt erweitert sich seitlich und verstreicht, dorsalwärts ziehend, allmählich nach der dritten Kiementasche (Fig. 671). In dieser Rinne liegen die ersten embryonalen Gefäßzellen, nach außen gedeckt vom Mesoblast. Ein Querschnitt (Fig. 672) durch den Embryo, im Sinne der Linie 1 auf der Fig. 670 geführt, ist der Beweis dafür. Er trifft die Rinne in einem längeren Stück ihres Verlaufes und zeigt die Gefäßzellen (*gfz*) deshalb als eine Reihe dorsal folgender, unregelmäßiger Elemente. Der innige Zusammenhang dieser Gefäßzellen mit den Elementen der Leibeshöhlenwand (*vm*) erlaubt an ihrer mesodermalen Genese keinen Zweifel.

Einzelne Herzzellen sind manchmal schon bei Embryonen mit 10 Urwirbeln zu finden.

Der Mesoblast ist in diesem Stadium und an dieser Stelle noch paarig und läßt ein ziemlich breites, ventrales Mittelfeld des Darmes

(Leberanlage) an das Ektoderm herantreten. Der Leibeshöhlenspalt (c) ist zwischen den beiden Blättern des Mesoblasts erkennbar und muß hier als Pericardialspalt bezeichnet werden.

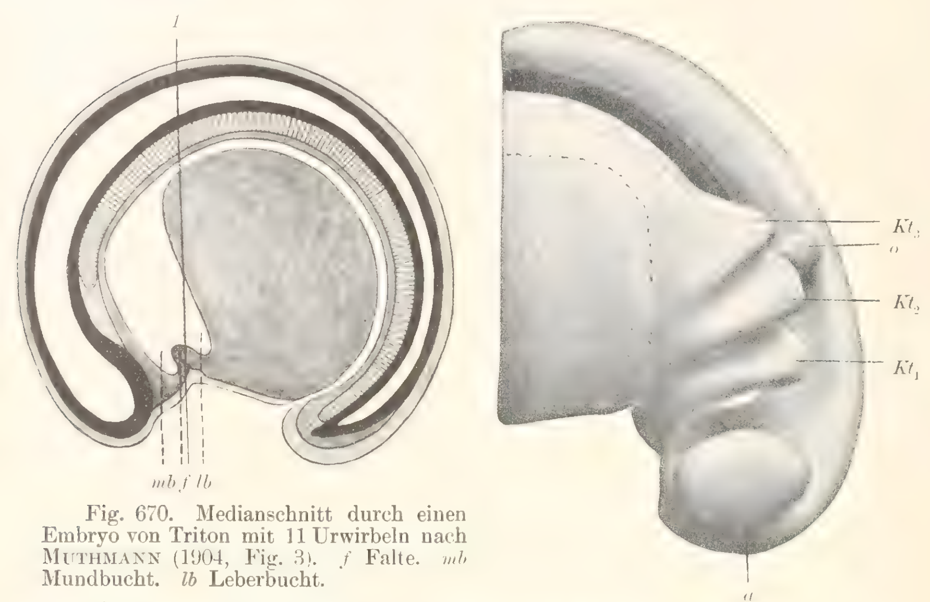


Fig. 670. Medianschnitt durch einen Embryo von Triton mit 11 Urwirbeln nach Muthmann (1904, Fig. 3). *f* Falte. *mb* Mundbucht. *lb* Leberbucht.

Fig. 671. Außenansicht eines Wachsmodells des kranialen Darm- und Dotterabschnittes eines Tritonembryos mit 14—15 Urwirbeln nach Muthmann (1904, Fig. 11). *a* Augenblase. *o* Ohrenblase. Kt_{1-3} Kiementasche 1—3.



Fig. 672. Querschnitt durch einen Tritonembryo mit 12 Urwirbeln, entsprechend der Linie 1 auf Fig. 670 geführt. *lb* Leberbucht. *pm, vm* parietales und viscerales Blatt des Mesoderms. *c* Leibeshöhle. *gfz* Gefäßzellen.

Die ersten Gefäßzellen im Embryo werden also als **paarige** Streifen sichtbar.

Langsam erweitert sich der Spalt in der ventralen, queren Falte (Fig. 673) mit zunehmender Abhebung des Kopfes vom Dotter, und

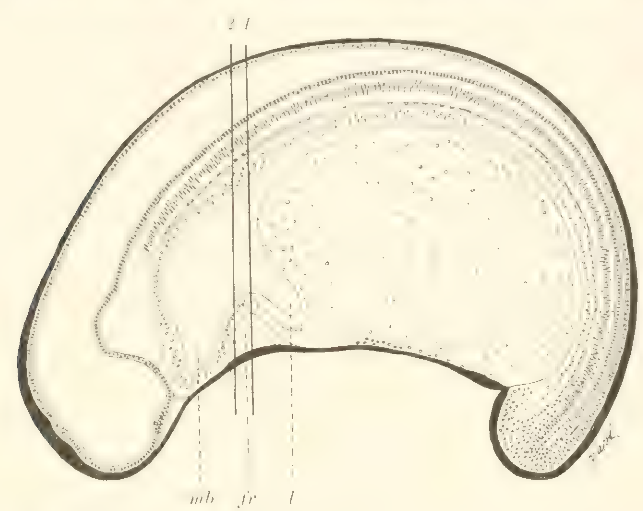


Fig. 673. Medianschnitt durch einen Embryo von Triton mit 17 Urwirbeln. *l* Leberbucht. *mb* Mundbucht. *fr* Faltenraum.

gleichzeitig rückt der Mesoblast ventral tiefer herab und in den Faltenraum hinein. Desgleichen auch die Gefäßzellen, welche von dem Mesoblast abgegeben werden und sich nun auch selbständig durch Teilung vermehren.

Wie weit der Mesoblast und die Gefäßzellen bei einem Embryo mit 16 Urwirbeln ventral in dem Faltenraum herabreichen, ist aus dem Querschnitt (Fig. 674) ersichtlich, dessen Lage auf Fig. 673 durch die

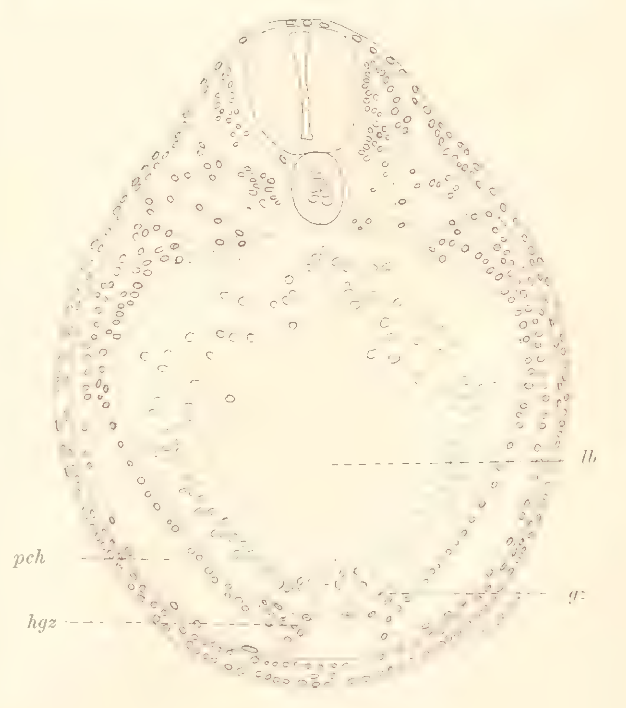


Fig. 674. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 16 Urwirbeln, entsprechend der Linie 1 auf Fig. 673. *lb* Leberbucht. *pch* Herzbeutelbrusthöhle. *hgz* Gefäßzellen der Herzanlage.

Linie 1 angegeben ist. Die beiden Blätter des Mesoblasts sind nunmehr unter Bildung der weiten Pericardialhöhle (*pch*) auseinandergewichen, und das splanchnische Blatt besteht aus höheren Zellen als das somatische. Die Abgabe von Gefäßzellen von seiten der Splanchnopleura längs des Randes der Herzbeutelhöhle hat sich kranial fortgesetzt, und so erhält nun jeder Gefäßzellstreif ein vorderes, kurzes, hackenförmig umgebogenes Endstück, welches auf einem Querschnitt (Fig. 675) sichtbar ist (*gz*) und die erste Anlage der A. mandibularis vorstellt. Die Biegungsstelle liegt genau in den Faltenraum eingepaßt. Auf eine Ebene projiziert, würden die beiden Zellstränge beistehende Gestalt und Lage haben (Fig. 676).



Fig. 675. Querschnitt durch denselben Embryo von Triton, entsprechend der Linie 2 auf Fig. 673. *hmb* hintere Wand der Mundbucht. *pch* Herzbeutelbrusthöhle. *gz* Gefäßzellen. Kb_1 erster Kiemenbogen.



Fig. 676. Schematische Wiedergabe der Gefäßzellenstränge eines Embryos von Triton mit 15 Urwirbeln, auf die Horizontalebene bezogen.

Daß zu dieser Entwickelungszeit am vorderen Ende derselben die Abgabe von Zellen aus der Splanchnopleura mitunter nicht zu Ende

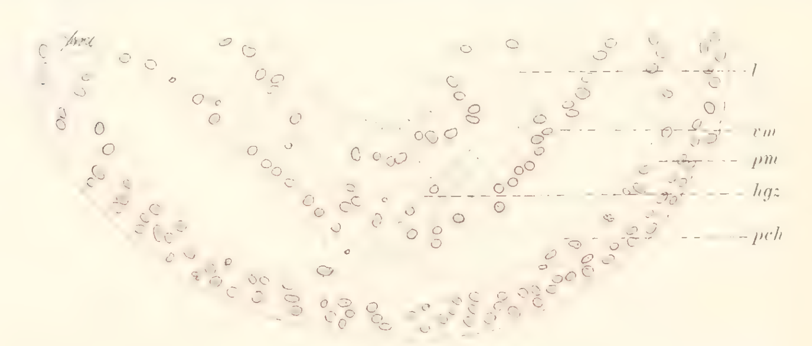


Fig. 677. Querschnitt durch einen Embryo von Salamandra atra mit 16 Urwirbeln, entsprechend der Linie 1 auf Fig. 673. Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren.

ist, lehrt die Fig. 677, während andererseits die Fig. 678 zeigt, daß kaudal diese Zellproduktion ihren Abschluß erreicht hat und der Strang fester gefügt und schärfer abgegrenzt erscheint.

Sehr bald kommen die beiden Gefäßzellstreifen an der Knickungsstelle zur Berührung und verschmelzen [1]). Eine Rekonstruktion der-

1) Bei den Gymnophionen scheinen die Zellstränge als Vorläufer der Darmdottervenen später zu verschmelzen (Brauer 1899).

selben auf eine Horizontalebene finden wir in Fig. 679. Wir sehen jetzt einen unregelmäßigen Haufen locker verbundener Zellen den Faltenraum erfüllen und seine Form wiederholen. Die Herzanlage ist dement-

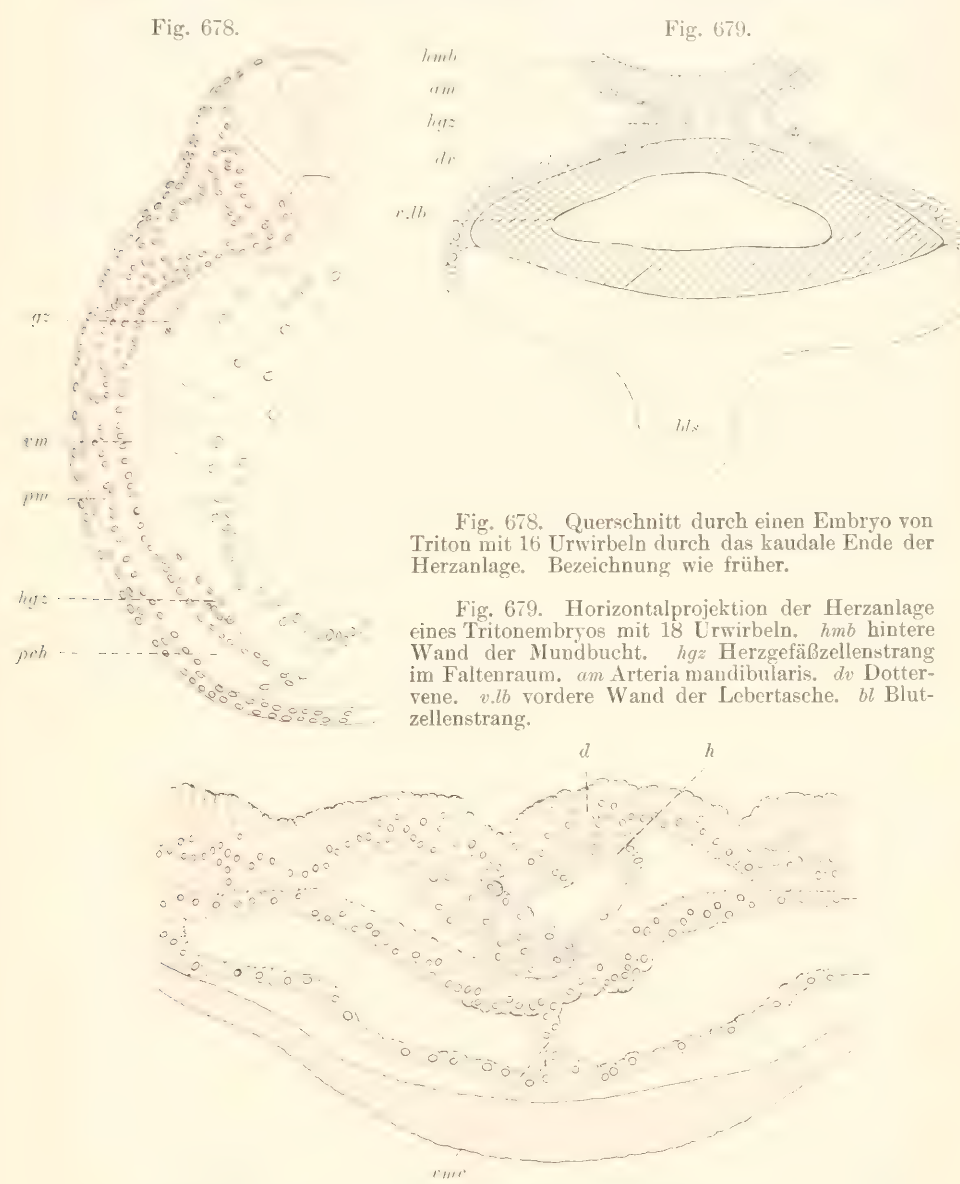


Fig. 678. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 16 Urwirbeln durch das kaudale Ende der Herzanlage. Bezeichnung wie früher.

Fig. 679. Horizontalprojektion der Herzanlage eines Tritonembryos mit 18 Urwirbeln. *hmb* hintere Wand der Mundbucht. *hgz* Herzgefäßzellenstrang im Faltenraum. *am* Arteria mandibularis. *dv* Dottervene. *v.lb* vordere Wand der Lebertasche. *bl* Blutzellenstrang.

Fig. 680. Querschnitt durch einen Embryo von Rana fusca. *vmc* ventrales Mesocard. *h* Herzanlage. *d* Darmwand.

sprechend viel breiter als lang. Sie gabelt sich kranial und kaudal in Zellstränge, von denen die kranialen die hintere Wand der Mundtasche in dorsal gerichtetem Bogen umgreifen und eine kurze Strecke

in den 1. Kiemenbogen eindringen. Es sind die Zellen für das erste Paar der Kiemenbogengefäße, die Art. mandibulares. Die Zellen selbst sind nahe dem Herzen in zwei fest aufeinander gepreßte Lagen geordnet, so daß die Kerne meist alternierend liegen, während sie weiter kranial nur in einer Reihe stehen.

Mit folgender Streckung des Kopfdarmes und gleichzeitiger Erweiterung des Faltenraumes in kranio-kaudaler Richtung kommen kaudalwärts immer längere Strecken der ersten Gefäßzellstreifen in demselben zur Verschmelzung. Ebenso dringen die Pericardialsäcke bis zur medianen Berührung vor und bilden das ventrale Mesocard (Fig. 680).

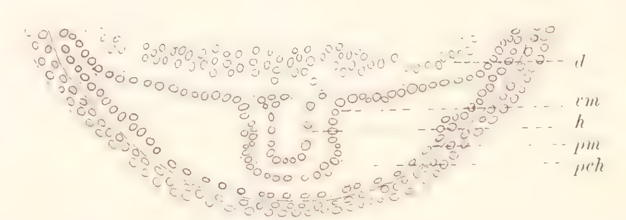


Fig. 681. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 20 Urwirbeln. Bezeichnung wie früher.



Fig. 682. Horizontalschnitt durch einen Embryo von Triton mit 19 Urwirbeln. Bezeichnung wie früher. Ferner: *bls* Blutzellenstrang. *m* Mesoderm.

Das Stadium eines ausgebildeten ventralen Mesocardiums ist aber nur von sehr kurzer Dauer. Nach Eröffnung beider Herzbeutelhöhlen ineinander umscheidet die verdickte viscerale Wand der jetzt einheitlichen Höhle die Herzanlage zur Hälfte. Ein dorsales Mesocardium fehlt noch. Die Herzanlage liegt dem ventralen Darmumfang breit an (Fig. 681).

Während dieser Vorgänge werden an dem Herzzellenstrang Aenderungen seines histologischen Baues bemerkbar, welche die Umbildung der soliden Anlage zum Hohlorgan anbahnen. Die bisher eng zusammenliegenden, großen dotterreichen Zellen rücken auseinander, ohne sich völlig zu trennen. Durch feinere oder gröbere protoplasmatische Brücken bleiben sie im Zusammenhang und bilden ein zelliges, syncytiales Maschenwerk mit unregelmäßigen Maschenräumen (Fig. 682 u. 683). Diese Form kann als das mesenchymatöse Stadium der Herzentwickelung bezeichnet werden, eine Form, auf die RÜCKERT zuerst bei Selachiern aufmerksam machte.



Fig. 683. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 20 Urwirbeln. Bezeichnung wie früher. Ferner: *me* myoepicardialer Mantel.

Mit weiterer Längenzunahme des Herzens gewinnt dasselbe bei einem Embryo mit 20 Urwirbeln die Gestalt eines hohlen, geradegestreckten, aber noch relativ dickwandigen Rohres (Fig 681 und 685 *he*). Veranlassung dazu giebt eine allmähliche Verdünnung und endliche Trennung der Zellbrücken und Einreihung der Zellen in eine epitheliale Wandschicht. Es geschieht das wohl, wie RÜCKERT für Selachier angiebt, unter dem Druck einer im Innern des Gefäßraumes angesammelten Flüssigkeit. Damit ist das Endothelsäckchen, wie es vielfach bezeichnet wird, entstanden. Es wird jetzt zum größten Teil von der visceralen Herzbeutelwand umschlossen, und es wäre gut, diese Hülse etwa als myoepicardialen Mantel (*me*) zu bezeichnen.



Fig. 684. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 26 Urwirbeln. Bezeichnung wie früher. Ferner: *me* myoepicardialer Mantel. *dmc* dorsales Mesocard. *pe* Pericard.

Völlig umschlossen wird das Endothelrohr erst viel später (Embryo mit 26 Urwirbeln) unter Ausbildung eines dorsalen Mesocards (Fig. 684 *dmc*). Damit zeigt das Herzrohr schon seine ersten Krümmungen, die eine Einteilung in die einzelnen Abschnitte ermöglichen, und es sind die ersten Blutzellen (*blz*) eingeschwemmt.

Der gerade Herzschlauch gabelt sich an seinem kranialen Ende in die beiden jetzt hohlen Gefäße, die A. mandibulares, deren Lumen

durch einfaches Auseinanderweichen der früher erwähnten beiden Zelllagen entstanden ist. Der Beginn dieser Umformung fällt in das frühere Stadium und ist in Fig. 682 und 685 kenntlich. In die Gabel hat sich die Anlage der Schilddrüse (*th*) von der hinteren Wand der Mundbucht hervorgeschoben. Kaudal geht der Herzschlauch in die nunmehr hohl gewordenen Venae vitellinae (*dv*) über. Es sind die Darmlebervenen Goette's (1875). Sie gehen durch Verschmelzung später noch zum Teil in der Herzanlage auf. Das Herz liegt also mit seinem kranialen, arteriellen Ende der Schilddrüse, mit seinem kaudalen, venösen Ende der Leber an.

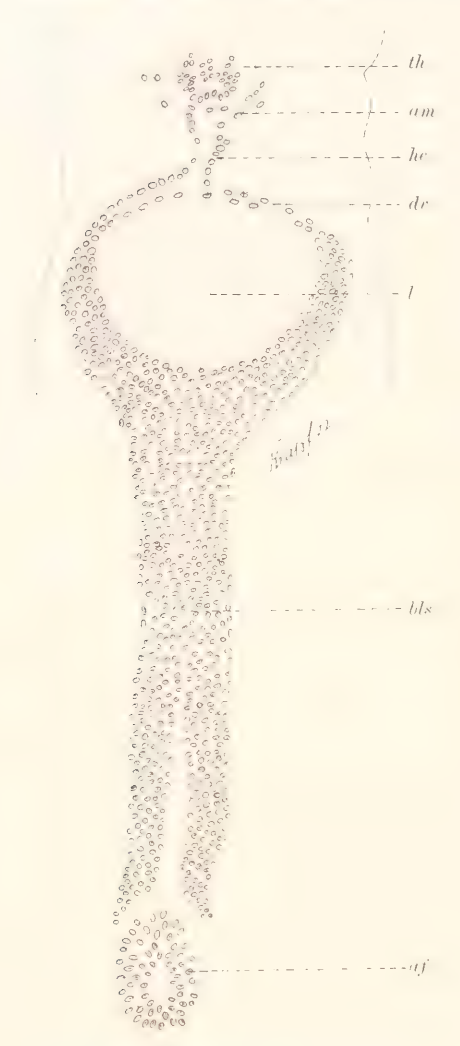


Fig. 685. Horizontalprojektion der Herzanlage eines Embryos von Triton mit 20 Urwirbeln. *he* Herzendothelrohr. *am* Arteria mandibularis. *dv* Dottervene. *th* Thyreoidea. *bls* Blutzellenstrang. *af* Afteröffnung.

Mit der Beschreibung dieser Entwickelungsform schließt dieses Kapitel ab und beginnt das IV. Kapitel: „Die Entwickelung des Blutgefäßsystems" von Bd. III, Abt. 2.

Die Amphibien wurden stets von den Untersuchern als das Objekt bezeichnet, bei dem die entodermale Abstammung der Herzendothelzellen am klarsten vorliege und zweifellos sei. Doch muß schon die Thatsache, daß die Art und Weise ihrer Genese so sehr verschieden geschildert wird, dagegen Bedenken erwecken. Goette (1875) giebt an, daß das Herzendothel aus einer lockeren Zellschicht hervorgeht, die sich von der ventralen Wand des Vorderdarmes ablöst. Houssay (1893) hält die ganze Gefäßanlage für ein segmentales Produkt des Entoderms und nennt die segmentale Einheit Angiotom oder Parablastomere. Schwink (1891) und Nussbaum (1894) leiten die Herzgefäßzellen von paarigen Bildungsstellen an der seitlichen Dotteroberfläche ab. Schwink verlegt die Stelle etwas weiter kaudal als Nussbaum, der sie an der Grenze von epithelialem Vorderarm und Dotter sucht. Beide nehmen eine Wanderung der Zellen kranialwärts an. Nach Marshall (1890) stammen die Herzzellen sicher vom Entoderm, sind aber als Mesodermzellen aufzufassen, die sich verspätet vom Entoderm lösen.

Brachet (1898) fand die erste Herzentwickelung in Ueberein-

stimmung mit jener bei Petromyzon, entsprechend der Darstellung GOETTE's (1890). Ein unpaarer medianer Längswulst der ventralen Schlundwand zwischen Mund- und Leberanlage schnürt sich vom Darmboden ab und höhlt sich zum primitiven Herzrohr. Auch RABL (1887) meinte, die Herzbildung mit einer Längsrinne der ventralen Schlundwand hinter der Mundanlage in Verbindung bringen zu dürfen, sprach sich aber selbst wieder gegen diese Deutung aus und vertrat eine mesodermale Entstehung des Herzens. Für eine solche liegt nur eine neueste Beobachtung von BRACHET (1903) bei Anuren vor, denn die älteren Angaben von VAN BAMBEKE (1870) und BLASCHEK (1886) sind für diese Frage nicht mehr verwertbar.

BRACHET schildert die Herzentwickelung bei Rana temp. folgendermaßen: Noch während der Mesoblast durch Abspaltung der oberflächlichen Zelllagen rings um den Darm entsteht, wird in dieser Lage kaudal von der Rachenhaut median ein verdickter Streif sichtbar, der sich in ununterbrochener Schicht mit dem ganzen Mesoblast vom Entoblast ablöst (Fig. 686). Dann erst grenzt sich der ovale Zellstrang vom übrigen Mesoblast besser ab. Seine Zellen lockern sich und wandern in den Raum zwischen Darmwand und visceraler Leibeshöhlenplatte als freie einzelne Herzgefäßzellen ein.



Fig. 686. Querschnitt durch die Herzgegend eines Embryos von Rana mit etwa 2 Urwirbeln nach BRACHET (1903, Fig. 9). *h* Herzanlage.

Der Mesoblast, früher eine einheitliche Zellschicht, wird durch diese Ausschaltung des medianen Streifens paarig. Mit Sichtbarwerden der beiderseitigen Pericardialspalten schließt sich derselbe durch ventrales Vorwachsen jedoch nach kurzer Zeit wieder.

Nach dieser Darstellung wäre also bei Anuren die erste Herzanlage schon in einem sehr frühen Stadium, bei einem Embryo mit kaum 2 Urwirbeln erkennbar. Ferner wäre die Anlage median und unpaar. Ein Unterschied gegenüber den Urodelen, der kaum zu erklären sein dürfte. Die mesodermale Genese der Herzzellen wäre die einzige übereinstimmende Beobachtung. Wir müssen aber bemerken, daß bei einem anderen Vertreter der Anuren, Bufo cin., die Herzbildung ganz ähnliche Bilder wie bei Rana giebt, daß dieselben aber eine andere Deutung verlangen. Der mediane ovale Zellstrang fehlt hier, und die ersten Herzzellen sind erst in einem späteren Stadium zwischen und über den medialen Kanten der einander naheliegenden Mesodermplatten zu sehen. Es sind locker liegende, einzelne Zellen ohne paarige Anordnung, die aber aus der paarigen visceralen Pericardplatte entstehen. Diese Bildung der Herzzellen ist auch bei Verschmelzung der beiderseitigen Pericardialhöhlenwände noch nachweisbar (Fig 687). Auch BRACHET schildert kaudalwärts die Gefäßzellenstreifen als paarige Gebilde seitlich von der Leberanlage, wie sie bei Triton sich finden.

Der unwesentliche Unterschied bei der Herzbildung der Anuren und Urodelen wäre also der, daß bei ersteren der Mesoblast rascher den bei Triton beschriebenen Faltenraum erfüllt und hier zur medianen Verschmelzung gelangt. Ferner daß die ersten freien Herzzellen etwas früher sichtbar werden als bei Triton, nämlich bei Embryonen mit

8—10 Urwirbeln. Auf die Mesodermbildung kann leider hier nicht eingegangen werden, wenngleich sie eigentlich, wie Brachet sehr richtig betont, durchaus berücksichtigt werden sollte. Es wird das an anderer Stelle baldigst geschehen. Hier wird dann auch zu entscheiden sein, ob die paarige Pericardialhöhle aus einer ersten unpaaren Form hervorgeht.

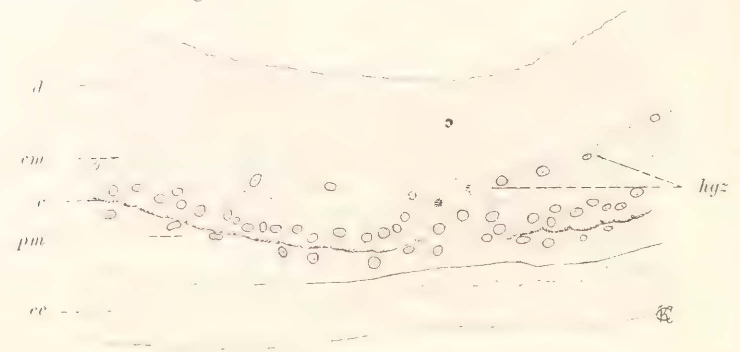


Fig. 687. Querschnitt durch einen Embryo von Bufo cin. mit etwa 10 Urwirbeln. Bezeichnung wie bisher. Ferner: *ec* Ektoderm.

Brachet versucht seine frühere Darstellung der Herzentwickelung bei Triton, nach welcher eine solide Leiste des Vorderdarmbodens sich abschnürt, dadurch mit seinen abweichenden Beobachtungen an Anuren in Einklang zu bringen, daß er die zellige entodermale Leiste bei Triton mit der erwähnten ovalären mesodermalen der Anuren vergleicht und annimmt, daß bei Urodelen diese Leiste bei der Abspaltung des Mesoblasts vom Entoblast sich verspätet von letzterem löst. Muthmann (1904) konnte aber die entodermale Entstehung des Herzens bei Triton nicht bestätigen und konnte zeigen, durch welche verwickelten Formverhältnisse Brachet sich hatte täuschen lassen.

Wir halten diese Erklärung Brachet's für unnötig, da ja Anuren und Urodelen in Bezug der Genese der Herzendothelzellen aus dem Mesoderm übereinstimmen. Wenn aber schon von einer späteren Trennung des Mesoblasts vom Entoblast gesprochen werden könnte, dann sind sicher die Anuren jene, bei welchen der längere Zusammenhang zwischen den Elementen beider Keimblätter charakteristische Folgen haben kann und bei der Blutbildung auch hat.

Sonst ist von der Herzentwickelung bei Anuren höchstens noch erwähnenswert, daß die Eröffnung der beiderseitigen Pericardialhöhlen länger auf sich warten läßt und das Stadium mit ausgebildetem ventralem Mesocard das in Fig. 680 wiedergegebene Bild liefert.

Cyclostomen.

Dieses Kapitel folgt jenem über Amphibien deshalb nach, weil hier unsere Beobachtungen über die erste Herzanlage viel mangelhaftere sind und eine bessere Ausnützung und Deutung derselben erst mit Hilfe der aus der Amphibienentwickelung gewonnenen Erfahrung möglich ist.

Aus demselben Grund seien weitere derartige Umstellungen, wie sie in den folgenden Abschnitten sich finden, entschuldigt.

Was über die Herzbildung bei Amphibien gesagt wurde, mag im

wesentlichen wohl auch für die Petromyzonten gelten. GOETTE (1890) beschrieb freilich die erste Herzanlage, wie BRACHET für Triton, als eine entodermale zellige Leiste des Vorderdarmbodens, die sich abschnürt und allmählich höhlt, aber HATTA (1898) konnte diese Be-

Fig. 688.

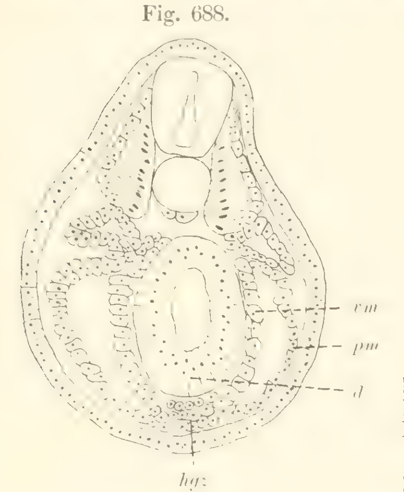


Fig. 689.

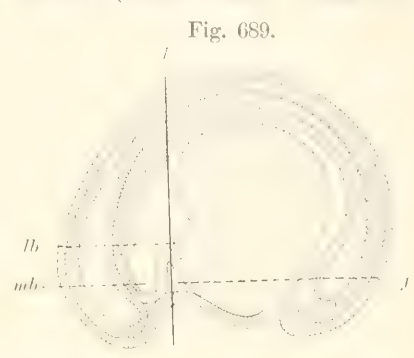


Fig. 688. Querschnitt durch einen Embryo von Petromyzon nach HATTA (1898, Fig. 3), entsprechend der Linie 1 auf Fig. 689. Bezeichnung wie bisher.

Fig. 689. Medianschnitt durch einen Embryo von Petromyzon nach GOETTE (1890). Bezeichnung wie bisher.

Fig. 690.

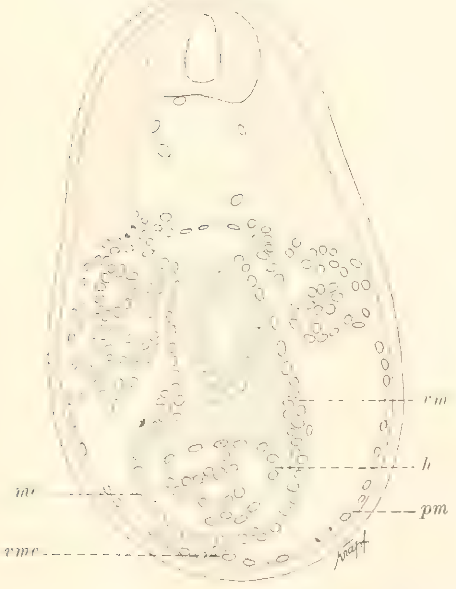


Fig. 691.

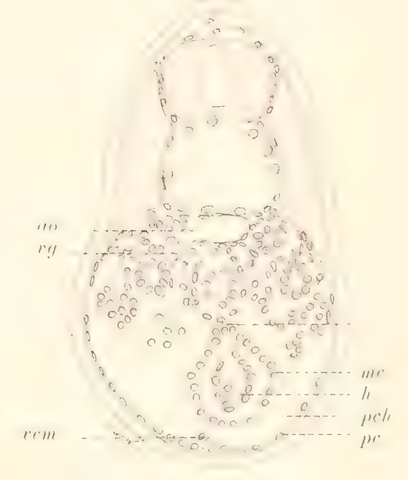


Fig. 690. Querschnitt durch einen Embryo von Petromyzon. Bezeichnung wie bisher.

Fig. 691. Querschnitt durch einen Embryo von Petromyzon. Bezeichnung wie bisher. Ferner: *ao* Aorta. *vg* Vornierengefäß.

obachtung nicht bestätigen. Statt einer soliden Leiste fand er vielmehr eine Gruppe lockerer Zellen (Fig. 688 *gz*) in dem Raum zwischen Mund- und Leberanlage einerseits, den ventralen Mesodermkanten andererseits, den wir bei Triton als Faltenraum bezeichnet haben (Fig. 689). Dieselben nehmen an Zahl zu, treten in netzförmige Ver-

bindung (Fig. 690) und schließen sich endlich zur epithelialen, anfangs noch hochzelligen Rohrwand (Fig. 691).

Die Abstammung der ersten Herzgefäßzellen konnte HATTA nicht sicherstellen, er hält sie aber für Abkömmlinge des Mesoblasts, von dessen ventraler Kante sie sich ablösen.

Diese Annahme erscheint sehr wahrscheinlich; denn falls bei Petromyzon in der Kopfregion des Darmes die Bildung des Mesoderms (wie bei Anuren nach BRACHET) selbst durch Delamination erfolgen sollte, so müßte dieser Vorgang zur Zeit der Herzbildung längst vorbei sein, und es wird deshalb eine Ableitung der Herzzellen aus dem Entoblast, welche WHEELER (1899) auch neuerdings vertritt, kaum möglich sein. Die 4 Abbildungen brauchen keine Erklärung. Die Fig. 692 zeigt die für Petromyzon charakteristische frühzeitige Umschließung der Endothelanlage durch den myoepicardialen Mantel unter Ausbildung des Mesocardium dorsale.

Ganoiden.

Beim Stör liegt nach KUPFFER (1893) die Embryonalanlage lange Zeit flach ausgebreitet auf dem Dotter, und der Kopf beginnt sich erst spät abzuheben. Das erste Herzrohr kommt deshalb ähnlich wie bei Teleostiern vor dem Kopfe auf dem Dotter zwischen den verdickten Wänden der anfangs paarigen, dann unpaaren sehr breiten Pericardialhöhle zur Ausbildung. Die erste Herzentwickelung scheint im übrigen der bei Amphibien beschriebenen sehr ähnlich zu sein, nur ist die topographische Lage des Rohres zum Embryo anfangs eine umgekehrte. Das venöse Ende liegt kranial, das arterielle kaudal: das Mesocardium dorsale liegt ventral. Erst mit völliger Abschnürung des Kopfes vom Dotter geht allmählich die Lage des Herzens in die gewöhnliche über (vergl. p. 1131).

Die erste Entwickelung des Herzens bei Meroblastiern.

Myxinoiden.

Dieselben zeigen bei meroblastischer, discoidaler Furchung eine paarige Anlage des Herzens noch in dem späten Entwickelungsstadium eines gerade gestreckten Rohres, wie die Amnioten (KUPFFER 1900).

Selachier.

Ich folge zunächst der Darstellung RÜCKERT'S (1888). Bei Torpedo erscheinen die ersten Gefäßzellen im distalen Abschnitt des Kopfes zwischen dem Vorderdarm und der visceralen Pericardialwand nahe ihrer ventralen Kante. Es sind verschieden geformte, platte oder rundliche, meist mit Ausläufern versehene Zellen in lockerer Zusammenfügung. Da zu dieser Zeit, bei einem Embryo mit einer entodermalen Kiementasche, die Abtrennung des Kopfdarmes vom Dotter noch nicht vollendet ist, so sind diese ersten Gefäßzellenstränge jederseits vorhanden, also zunächst paarig angelegt (Fig. 692). Nach erfolgter Abschnürung des Vorderdarmes vom Dotter rücken dieselben von beiden Seiten gegen die Mittellinie unter dem Darm einander näher (Fig 693) und kommen zur Verschmelzung. Sie stellen hier das erste Material für das zukünftige Herzendothel dar, welches sich durch Teilung vermehrt. Wenn dann durch weitere Abschnürung des Embryo vom

Dotter neue Strecken der ersten paarigen Gefäßzellenstreifen zur Herzanlage verschmelzen, wird letztere massiger und länger. Die Zellen derselben rücken auseinander, umgrenzen unregelmäßige Hohlräume [mesenchymatöses Stadium] (Fig. 694), welche endlich zur einheitlichen

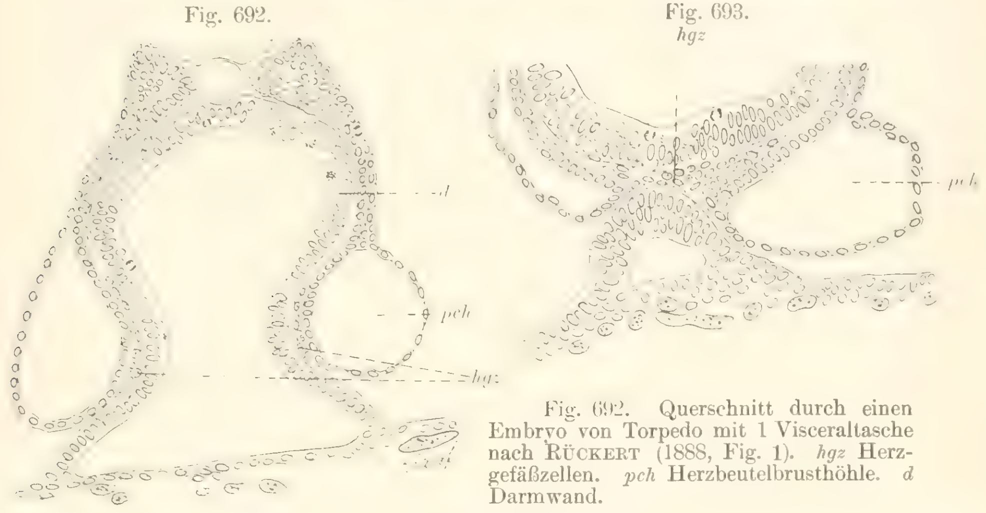


Fig. 692. Querschnitt durch einen Embryo von Torpedo mit 1 Visceraltasche nach RÜCKERT (1888, Fig. 1). *hgz* Herzgefäßzellen. *pch* Herzbeutelbrusthöhle. *d* Darmwand.

Fig. 693. Querschnitt durch einen Embryo von Torpedo mit 2 Visceraltaschen nach RÜCKERT (1888, Fig. 2). Bezeichnung wie in Figur 692.

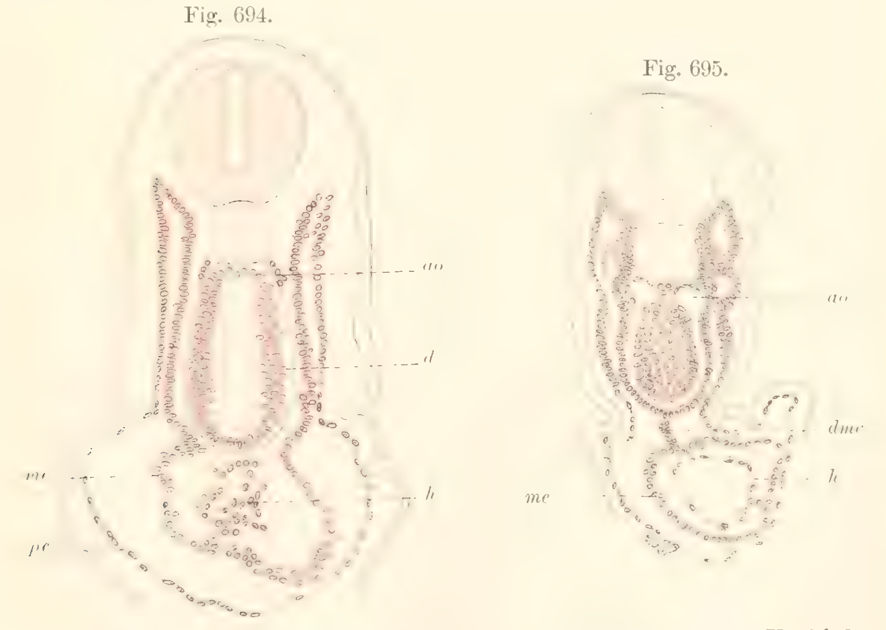


Fig. 694. Querschnitt durch einen Embryo von Pristiurus mit 25 Urwirbeln. *h* Herzanlage. *me* myoepicardialer Mantel. *pc* Pericard. *d* Darm. *ao* Aorta.

Fig. 695. Querschnitt durch einen Embryo von Pristiurus mit 40 Urwirbeln. *dmc* dorsales Mesocard.

Lichtung des geraden Herzrohres zusammenfließen (Fig. 695). Die Bildung des Lumens beginnt am kaudalen Abschnitt des Herzens; geht im übrigen Teil aber dann unregelmäßig vor sich.

Für die Lieferung dieser Herzgefäßzellen nimmt Rückert zwei Quellen an. Einmal das viscerale Blatt des Pericards, soweit es an die Herzanlage angrenzt, und hierin stimmt er mit den früheren Untersuchern, Balfour, P. Mayer, und allen späteren, Raffaele, Rabl, Emmert, überein. Zweitens den Entoblast des ventralen Darmumfanges. Rückert sprach dem vor der vorderen Darmpforte gelegenen ventralen Längswulst der Kopfdarmwand die Aufgabe zu, nach allmählicher Ablösung von seinem Mutterboden und nach Verlust seines festen Gefüges in toto sein Zellmaterial der Herzanlage zuzuführen. So fand er es vor allem bei Pristiurus. Weniger ausgesprochen war der Vorgang bei Torpedo, wie Rückert meinte, wegen der diffuseren Verdickung der ventralen Darmwand gegenüber der scharfen Leiste von Pristiurus.

Eine solide Leiste des Vorderdarmes als Grundlage der Herzbildung war, wie erwähnt, von Goette für Petromyzon und für Triton von Brachet beschrieben worden. Aber diese Beobachtungen mußten eine andere Deutung erhalten, es ergab sich, daß dieser Wulst keine Beziehungen zur Herzanlage besaß (Hatta 1898, Muthmann 1904). Auch für Selachier leugnete Raffaele (1892) solche und erklärte das von Rückert beschriebene eigentümliche histologische Bild der zelligen Leiste als Ursache einer, durch die Darmabschnürung bedingten Degeneration und den Wulst selbst als Rest des früheren Zusammenhanges zwischen Kopfdarm und darunter liegendem Dotterdarm. Obwohl ich mit Rabl und Raffaele der Meinung bin, daß die ventrale Leiste des Entoderms nicht zur Herzanlage in Beziehung tritt, so glaube ich doch andererseits, daß Rückert die von Raffaele vermutete Verwechslung nicht unterlaufen ist, denn er beschreibt ja ausdrücklich den entodermalen Wulst am kranialen Abschnitt der Herzanlage, und die Abschnürungsleiste müßte doch gerade am kaudalen Ende am deutlichsten sein.



Fig. 696. Querschnitt durch einen Embryo von Pristiurus mit 1 Urwirbel. *rdl* ventrale Darmleiste. *rm*, *pm* viscerales und parietales Blatt des Mesoderms. *hgz* Herzgefäßzellen.

Die Möglichkeit eines Hereinwachsens der ersten Gefäßanlagen zur Herzbildung in den Embryo vom Dotterblastoderm aus, welche Rabl nicht ganz auszuschließen wagt und His (1900) auch neuerdings noch aufrecht erhält, erscheint durch die Beobachtungen Rückert's kaum denkbar und ich konnte auch durch eigene Untersuchungen nicht den geringsten Beweis dafür finden.

Es erscheint also zur Zeit die Lehre von der mesodermalen Entstehung der Herzgefäßzellen bei Selachiern die wahrscheinlichste und Bilder, wie eines in Fig. 696 abgebildet ist, weisen auf eine enge Zusammengehörigkeit der Herzzellen mit der visceralen Mesodermplatte

hin. Ein Verhalten, das in etwas jüngeren Stadien bei den vereinzelten sichtbaren Herzzellen noch ausgesprochen ist.

Ueber die Umschließung der Herzanlage durch die Pericardialwand, die Bildung des myoepicardialen Mantels, die Entwickelung eines rasch verschwindenden ventralen und eines dorsalen Mesocards ist nichts Neues zu schreiben. Es genügt ein Hinweis auf die Figg. 693 bis 695 und auf das im vorhergehenden Kapitel Gesagte.

Amnioten.

Die erste Anlage des Herzens bei Amnioten als paarige Bildung wurde zuerst für Säugetiere von HENSEN (1867), dann für Vögel und endlich für Reptilien beschrieben.

Ein Querschnitt durch dieselbe giebt bei allen Amnioten ein ähnliches Bild, Fig. 697, 698 und 699. Eine Ansammlung einer geringen Zahl locker vereinigter, verschieden geformter Zellen (*hgz*), zwischen Entoderm und Mesoderm gelegen, buchtet die etwas verdickte viscerale

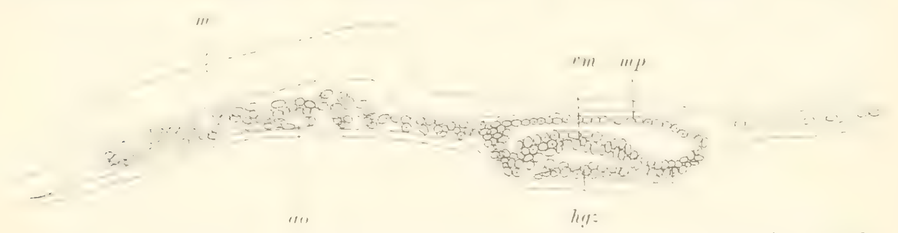


Fig. 697. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo mit 3 Urwirbeln nach TÜRSTIG (1884, Fig. 1). Bezeichnung wie bisher. Ferner: *mp* Medullarplatte.

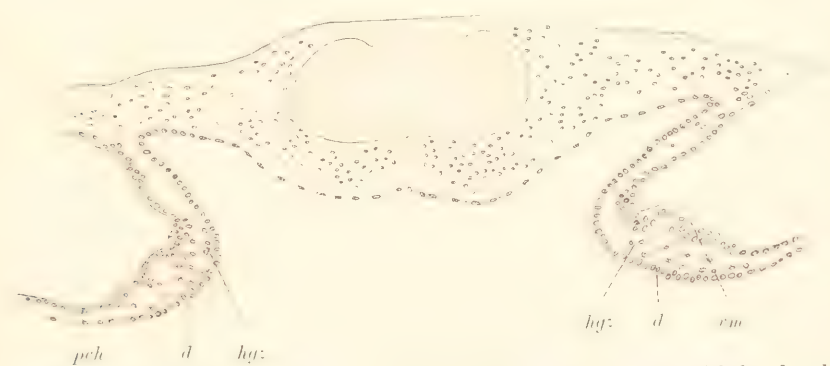


Fig. 698. Querschnitt durch einen Hühnerembryo mit 6 Urwirbeln, kaudal von der Darmpforte. Bezeichnung wie bisher.

Wand (Herzplatte, cardiogene Platte) der eben gebildeten Pleuropericardialhöhle (Halshöhle, Parietalhöhle, Amniocardialblase) vor.

Die erste Ansammlung von Gefäßzellen, welche das Herzendothel liefert, findet sich wie immer am vorderen Ende der Embryonalanlage, vor den abgeschnürten ersten Urwirbeln in Form zweier kurzer, vorn mehr oder weniger konvergierender Zellenzüge. Sie liegen also wie bei den Anamniern im Hinterkopf, doch ist mit der allgemeinen gestreckteren Form hier auch die Entfernung von dem 1. Urwirbel größer.

Die Zahl der abgeschnürten Urwirbel zur Zeit des Sichtbarwerdens der ersten Herzgefäßzellenstränge beträgt bei Reptilien nach v. Davidoff (1896) für Ascalobotes und nach eigenen Beobachtungen für Gecko, Anguis frag. und Lacerta nur 3—4, beim Hühnchen nach Gasser (1877), Keibel und Abraham (1900) und nach eigenen Beobachtungen 3—4, beim Kaninchen nach Hensen (1875), Kölliker (1878) und Türstig (1884) 2—3, beim Maulwurf nach Heape (1883) 3, beim Schwein nach Keibel (1895) 3. Die Abbildungen, die Martin (1901) für Katzenembryonen und Bonnet (1884, 1889, 1897, 1901) für Hund- und Schafembryonen geben, lassen auch für diese ähnliche Zahlen erwarten.

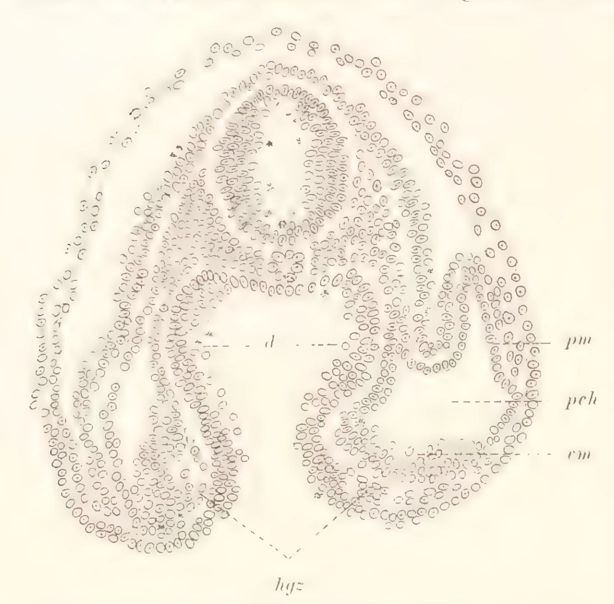


Fig. 699. Querschnitt durch einen Embryo von Anguis mit 6 Urwirbeln, dicht hinter der Darmpforte. *d* Darm. *gz* Gefäßzellen. *vm*, *pm* viscerales und parietales Blatt des Mesoderms, dazwischen *pch* Herzbeutelbrusthöhle.

Vereinzelte, noch nicht zusammenhängende Herzgefäßzellen sind aber meistens schon bei Embryonen nachweisbar, die um 1 oder 2 Urwirbel weniger zählen.

Ein Schwanken der Urwirbelzahl iu Beziehung zur ersten Herzanlage ist stets zu beobachten.

Den Boden für die erste Herzanlage bildet die spätere Darmwand. Wie aus einem Vergleich der drei Figuren hervorgeht, ist die Form des Kopfdarmes zu dieser Zeit sehr verschieden. Vollkommen flach ausgebreitet ist derselbe bei den meisten hierauf untersuchten Säugetieren[1]). Die paarigen Herzanlagen liegen deshalb weit auseinander und nähern sich mit ihren kranialen Enden nur wenig. Wegen der ausgebreiteten dünnen und durchscheinenden Embryonalanlage ist auch am Oberflächenbild die Herzanlage frühzeitig sichtbar.

Bei Sauropsiden ist die Bildung des Kopfdarmes weiter voran, und vor den Gefäßzellenstreifen ist ein kurzes Stück geschlossenes Darmrohr vorhanden. Die beiden Herzanlagen, gerade am First der Darmfalten gelegen, konvergieren daher nach vorne gegen die Darmpforte so stark, daß sie hinter der Mundanlage zusammenstoßen. Der Winkel, unter dem sie sich treffen, ist beim Hühnchen größer als bei Anguis und Lacerta.

Wie die Form des Kopfdarmes, so ist auch die Form der Pleuro-

1) Nur beim Schaf und beim Meerschweinchen ist derselbe schon zu einer Halbrinne eingefaltet (Bonnet 1884 u. 1889 und Strahl 1889); Bonnet bringt die rasche Abschnürung des Kopfes und den frühen Darmschluß mit der geringen Entwickelung des Dottersackes in Verbindung.

pericardialhöhle verschieden. Während dieselbe bei Säugern nur einen niederen, fast spaltförmigen Raum darstellt, ist sie bei Sauropsiden weit und steht lateral mit dem außerembryonalen Cölom in offener Verbindung. Es legt sich nach STRAHL (1889) das embryonale und extraembryonale Cölom bei Sauropsiden gemeinsam an, während bei den Säugetieren das embryonale Cölom (es handelt sich hier um dessen kranialsten Abschnitt) zunächst selbständig gebildet wird. Es darf aber nicht übersehen werden, daß die Ausbildung des Kopfcöloms und die Form des Kopfdarmes sich eine Zeitlang beeinflussen. Bei allen Säugetieren scheint die erste Anlage der Pleuropericardialhöhle im verdichteten mesenchymatösen Kopfmesoderm mit der Segmentierung des Rumpfmesoderms zeitlich zusammenzufallen. Der pericardiale Spalt tritt bald von vornherein einheitlich auf oder entsteht aus dem Zusammenfluß zahlreicher einzelner Spaltlücken.

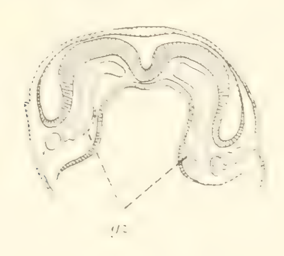




Fig. 700 und Fig. 701. Zwei Querschnitte durch einen menschlichen Embryo nach v. SPEE (1889, Fig. 15 u. 16). *gz* Gefäßzellen.

Ueber die erste Herzanlage beim Menschen giebt der Embryo von SPEE (1889) Aufschluß, und dieser zeigt ein merkwürdiges Abweichen von dem für Säugetiere beschriebenen Verhalten. Zunächst ist der Kopfdarm nicht flach ausgebreitet, sondern in seinem vordersten Abschnitt vor der Herzanlage schon zum Rohr geschlossen. Infolgedessen ist auch die kaudal folgende Darmrinne sehr tief und die in Fig. 700 und 701 abgebildeten Querschnitte im Bereiche der Herzanlage stimmen in dieser Beziehung mehr mit dem in Fig. 699 wiedergegebenen Querschnitte eines Reptilienembryos überein. Andererseits ist die erste Anlage der Pleuropericardialhöhle wie bei Säugetieren auf den Embryo beschränkt und nur ein schmaler Spalt.

Die lockeren Herzgefäßzellen liegen an bekannter Stelle und buchten in diesem Stadium die Splanchnopleura noch kaum vor.

Urwirbel waren nach dem Autor bei diesem Embryo noch nicht zu sehen. Ein solcher früher Schluß des Kopfdarmes muß wohl nach den Zeichnungen von SELENKA (1891) auch bei Affen sich finden, bei denen gleichfalls zur Zeit der ersten Herzbildung eine sehr niedere Pleuropericardialhöhle vorhanden ist.

Leider sind auf den Querschnittsbildern die ersten Endothelzellen nicht eingezeichnet. Aber auf einem Schnitt durch die vordere Rumpfregiondesselben Embryos sind Gefäßzellen zwischen Darmwand und Splanchnopleura vorhanden, welche wohl einen fast sicheren Schluß dahin erlauben, daß auch die erste Herzanlage vorhanden sein muß.

Ist das richtig, dann stimmt der Beginn der Herzbildung bei Affen mit dem der übrigen Säugetiere überein, denn auch dieser Embryo besaß 2, höchstens 3 abgetrennte Urwirbel.

Es würde dann nur der menschliche Embryo eine Ausnahme machen.

Bevor ich nun auf die Genese der ersten Herzgefäßzellen zu sprechen komme, will ich die weitere Formentwickelung des Herzens, und zwar zunächst für die Säugetiere, nach den in der Litteratur mitgeteilten Beobachtungen beschreiben.

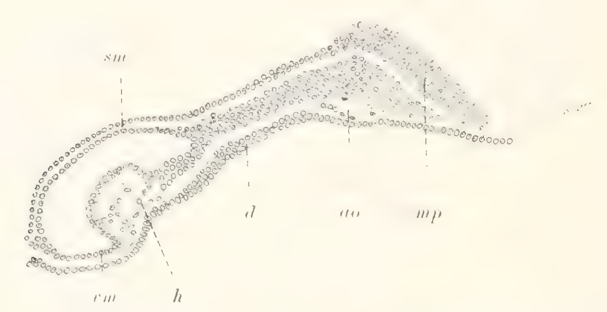


Fig. 702. Querschnitt durch einen Katzenembryo von 3 mm Länge nach einem Präparat des Herrn Prof. Martin in Zürich. *mp* Medullarplatte. *ao* Aorta. *d* Darm. *h* Herzanlage. *vm, pm* viscerales und parietales Blatt des Mesoderms.

Mit fortschreitender Entwickelung des Embryos wird die Herzanlage zellreicher und geht auch hier allmählich in die bekannte mesenchymatöse Form über (Fig. 702). Diese Umbildung erfolgt wie bei Selachiern regellos, so daß aufeinander folgende Schnitte sehr verschiedene Bilder geben.

Mit der Volumenzunahme der Herzanlage wird gleichzeitig die anfängliche seichte Rinne der Pericardialwand vertieft, und letztere beginnt zur Bildung des myoepicardialen Mantels die Endothelanlage zu umwachsen.

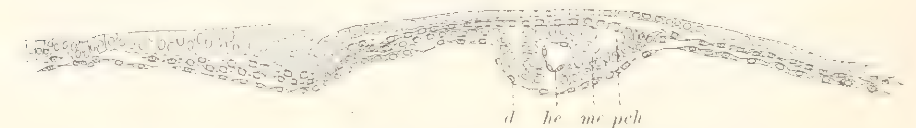


Fig. 703. Querschnitt durch einen Embryo des Opossum nach Selenka (1889). *he* Herzendothelrohr. *me* myoepicardialer Mantel. *pch* Herzbeutelbrusthöhle.

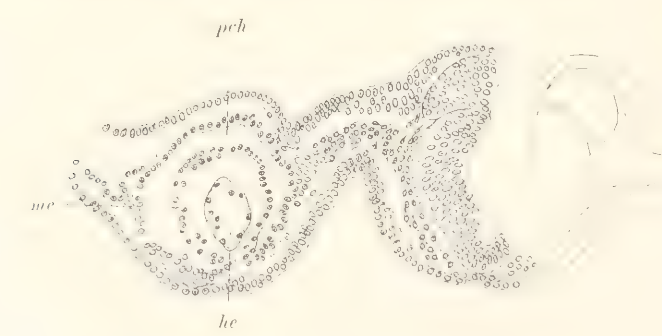


Fig. 704. Querschnitt durch einen Katzenembryo von 3 mm Länge nach Martin (1901, Fig. 75). Bezeichnung wie in Fig. 703.

Wie weit dies bei Embryonen mit 8—9 Urwirbeln geschehen ist, erkennt man aus den Figg. 703, 704 und 705. Das dem Querschnitte (Fig. 705) entsprechende Oberflächenbild des Embryos giebt die Fig. 706 wieder.

Bei Embryonen mit 10 Urwirbeln ist es zur Ausbildung eines Mesocards gekommen und der myoepicardiale Mantel umschließt dann

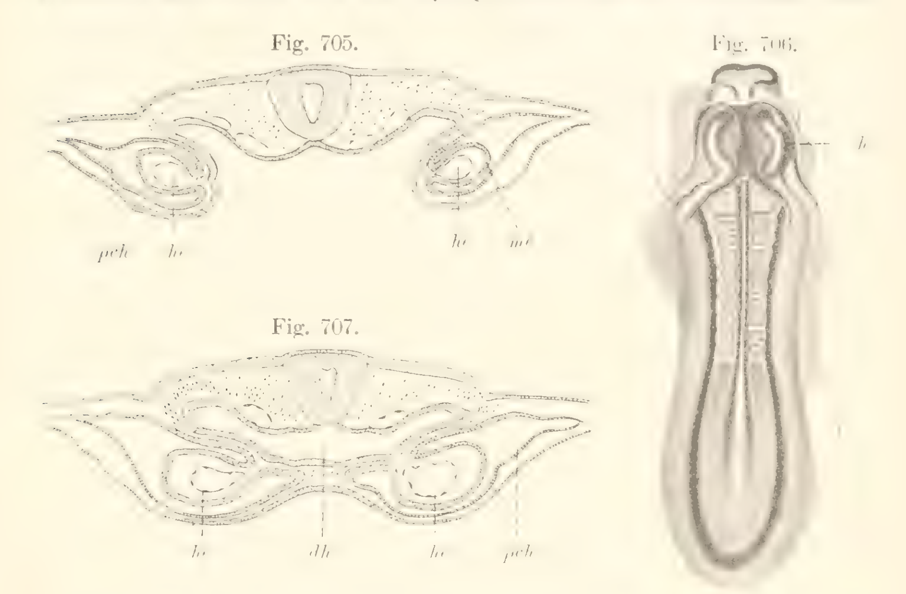


Fig. 705. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo mit 9 Urwirbeln nach O. SCHULTZE (1897, Fig. 52). *he* Herzendothelrohr. *me* myoepicardialer Mantel. *pch* Herzbeutelbrusthöhle.

Fig. 706. Oberflächenbild eines Kaninchenembryos mit 9 Urwirbeln nach O. SCHULTZE (1897, Fig. 48). *h* Herzanlage.

Fig. 707. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo mit 9 Urwirbeln nach O. SCHULTZE (1897, Fig. 51). *dh* Darmhöhle. *he* Herzendothelrohr.

das einheitliche Herzrohr, welches aus der mesenchymatösen Form durch Einreihung der Zellen in das noch ungleichmäßige Endothel entstanden ist. Immer bleibt aber zunächst zwischen beiden ein weiter Zwischenraum.

Das Mesocard, ventral oder medial gelegen, ist dem dorsalen der Anamnier zu vergleichen. Ein dem ventralen entsprechendes kann erst nach dem Zusammenstoßen beider Pleuropericardialhöhlenwände gebildet werden.

Der fortdauernde Einfaltungsprozeß bringt weiterhin den Darm zunächst vor der Herzanlage und dann auch im Bereiche derselben zum Schluß. Es wäre zu erwarten, daß damit auch die paarigen Herzanlagen zu einer einzigen verschmelzen würden. Das geschieht aber bei Säugetieren erst etwas später und nicht immer in derselben Weise. Zwei Momente gewinnen darauf Einfluß. Einmal die Form des werdenden Darmes und zweitens die Lage der beiden Herzröhren zum First der Darmfalten vor dem Schluß des Kopfdarmes.

Beim Kaninchen z. B. ist der geschlossene Darm sehr breit (Fig. 707), und die Herzanlage, früher medial und dorsal vom First

der Darmfalte gelegen (Fig. 705), kommt nun unter den Kopfdarm lateral zu liegen, und deshalb stehen auch nach dem Darmschluß die Herzanlagen von einander weit ab. Nur die Pleuropericardialhöhlen sind einer Vereinigung nahe. Ist diese erfolgt (Fig. 708), so brauchen die

Fig. 708. Fig. 709.

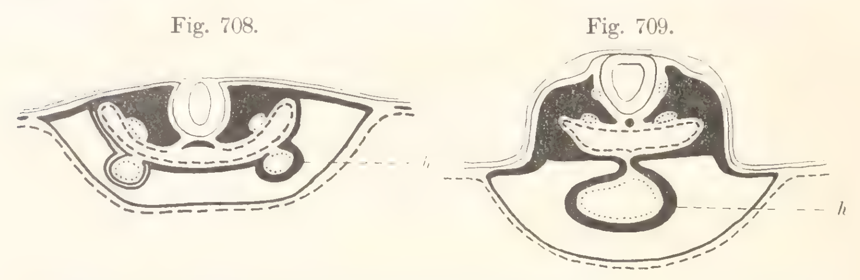


Fig. 708 und Fig. 709. Zwei schematische Querschnitte durch verschieden alte Kaninchenembryonen nach Strahl u. Carius (1889, Fig. 15 u. 16). *h* Herzanlage.

Fig. 710. Fig. 712.

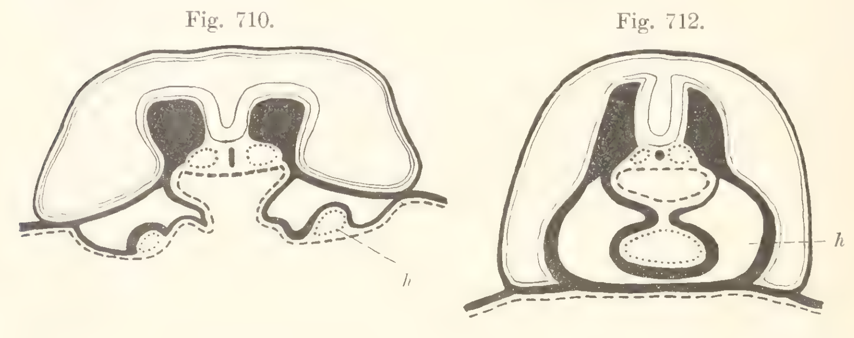


Fig. 711.

Fig. 710, Fig. 711 u. Fig. 712. Drei schematische Querschnitte durch verschieden alte Meerschweinchenembryonen nach Strahl u. Carius (1899, Fig. 21, 22 a u. 23). *h* Herzanlage.

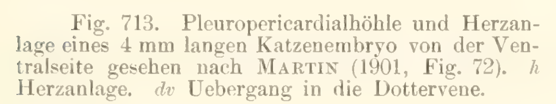
beiden Herzanlagen doch noch längere Zeit, bis sie median zusammenrücken und zum einheitlichen, unpaaren Herzrohr verschmelzen (Fig. 709).

Beim Meerschweinchen hingegen liegen die ersten Herzzellenstränge lateral von den Firsten der Darmfalten, und sie werden durch den Darmschluß gar nicht unter die ventrale Darmwand verlagert, wie beim Kaninchen, sondern rücken, zwischen dorsaler und ventraler Mesocardfalte gelegen, einander näher, bis zur Berührung und endlichen Verschmelzung (Fig. 710, 711 und 712). Doch erfolgt auch hier, wie aus der Figur ersichtlich, der Durchbruch des ventralen Herzgekröses zuerst.

Es ist also nicht ganz richtig, zu sagen, daß der Darmschluß die Ursache für die Vereinigung der beiden Herzanlagen sei, sondern diese erfolgt bei Säugetieren davon unabhängig und später, worauf schon Kölliker aufmerksam macht.

Infolge der Annäherung der beiden Herzanlagen werden dieselben zwischen ihren fixierten Enden gekrümmt (Fig. 713), und es entsteht namentlich am kaudalen Ende eine stärkere Knickung.

An den beiden Herzröhren ist aber kurz vor ihrer Vereinigung schon eine Gliederung bemerkbar. Der bisher ziemlich gleichförmige Durchmesser nimmt stellenweise so zu, daß man nach His schon bei einem Kaninchenembryo vom achten Tage mit 8 Urwirbeln von einem Bulbus — Ventrikel — und Vorhofsteil sprechen kann. Doch meine ich, daß dieser Embryo wohl ein klein wenig älter ist, da auch die Pericardialhöhlen schon auf eine Strecke weit ineinander eröffnet waren, was sonst wohl erst bei Embryonen mit 10 Urwirbeln sich findet.



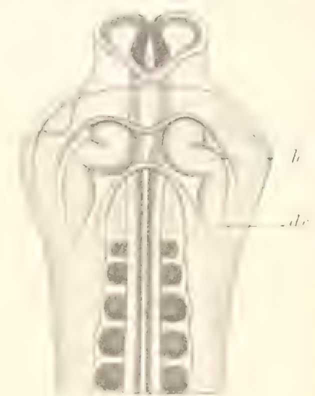


Fig. 713. Pleuropericardialhöhle und Herzanlage eines 4 mm langen Katzenembryo von der Ventralseite gesehen nach Martin (1901, Fig. 72). *h* Herzanlage. *dv* Uebergang in die Dottervene.

Die völlige Vereinigung beider Anlagen zum unpaaren Herz ist bei Säugetieren etwa bei Embryonen mit 12 Urwirbeln vollendet. Das Mesocardium dorsale ist dann zum Teil wieder zu Grunde gegangen. Beim Maulwurf erfolgt nach Heape die Vereinigung etwas später. Der Vorgang der Vereinigung ist in seinen Einzelheiten nicht nur bei allen daraufhin untersuchten Objekten verschieden, sondern erfolgt auch in jedem Einzelfalle am kranialen Herzende auf andere Weise als im kaudalen, doch kann darauf nicht weiter eingegangen werden.

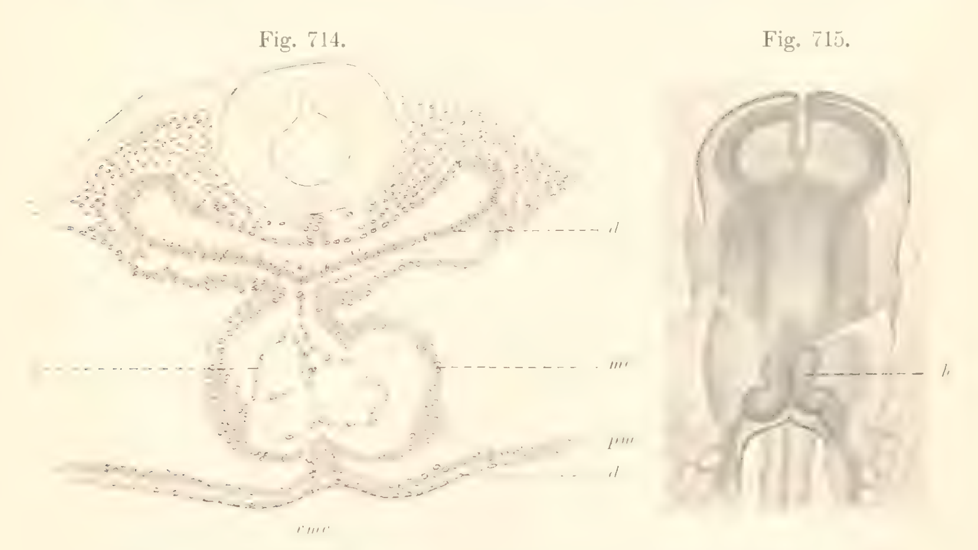


Fig. 714. Querschnitt durch einen Hühnerembryo mit 8 Urwirbeln. *h* Herzanlage. *me* myoepicardialer Mantel. *vmc* ventrales Mesocard. *d* Darmwand.

Fig. 715. Herzanlage eines Hühnerembryo mit 8 Urwirbeln nach Duval (1889, Fig. 88). *h* Herzanlage.

Nachdem die Entwickelung des Herzens bei Säugetieren bis zur Bildung des unpaaren Herzschlauches geschildert wurde, wird der gleiche Vorgang bei Sauropsiden durch einige kurze Angaben verständlich werden.

Für das Hühnchen ist erwähnenswert, daß bei einem Embryo mit 4 Urwirbeln die ersten Herzzellenstränge in paariger Anlage zu sehen sind. Ferner, daß bei einem Embryo mit 6 Urwirbeln die beiden Herzzellenstränge vor der Darmpforte eben aneinander stoßen, die Pleuropericardialhöhlen aber noch paarig sind. Bei einem Embryo mit 8 Urwirbeln ist die Herzanlage im mesenchymatösen Stadium, und auf eine längere Strecke vor der Darmpforte vereinigt. Die beiderseitigen Pleuropericardialhöhlen sind auch jetzt noch paarig, aber sie stoßen unter der Herzanlage schon aneinander und bilden das ventrale Mesocard (Fig. 714). Da diese Berührungslinie etwas eingezogen ist, so scheint am Oberflächenbild die Herzanlage noch deutlich paarig (Fig. 715).



Fig. 716. Querschnitt durch einen Hühnerembryo mit 9 Urwirbeln. Bezeichnung wie bisher.

Beim Embryo mit 9 Urwirbeln ist das ventrale Mesocard nur mehr am kranialen und kaudalen Ende der Herzanlage erhalten. In der Mitte umgiebt die endotheliale Anlage ein einheitlicher, myoepicardialer Mantel, der aber noch die dorsale Fläche des Herzens breit der Darmwand anliegen läßt (Fig. 716). Dicht vor der Darmpforte weist das in Fig. 717 abgebildete Verhalten der Pericardialsäcke darauf hin, daß die Verschmelzung weiterer paariger Stücke der Dottervenen zur unpaaren Herzanlage noch fortgeht. Diese zeigt jetzt weitere Hohlräume, ja mitunter sind auf dem Schnitt deutlich zwei nebeneinander liegende, durch ein Septum getrennte Endothelröhren sichtbar. Auf vielen anderen Schnitten ist wohl ein derartiges medianes Septum zu sehen, wenn auch jede Hälfte mehrere Hohlräume besitzt (Fig. 714). Aber trotzdem darf um diese Zeit von einer rein paarigen Anlage nicht gesprochen werden, denn zwischen den erwähnten Querschnittsbildern finden sich andere nach Art der Fig. 716.



Fig. 717. Querschnitt durch das kaudale Ende der Herzanlage eines Hühnerembryo mit 9 Urwirbeln. Bezeichnung wie Fig. 714.

Bei einem Embryo mit 10 Urwirbeln ist größtenteils eine einheitliche Lichtung des Endothelrohres und eine einheitliche Pleuropericardialhöhle vorhanden. Das dorsale Mesocard ist jetz gut ausgebildet. Um diese Zeit, vielleicht ein wenig später, beginnen die Herzkontraktionen ein zellenfreies Plasma zunächst ohne bestimmte Stromrichtung zu bewegen. Blutzellen finden sich erst bei Embryonen mit etwa 17 Urwirbeln im Herzen. Die ersten Krümmungen des Rohres und die ersten Merkmale einer Gliederung werden beim Embryo mit 12 Urwirbeln erkennbar und sind bei Embryonen mit 14 Urwirbeln deutlich ausgesprochen (Fig. 718).

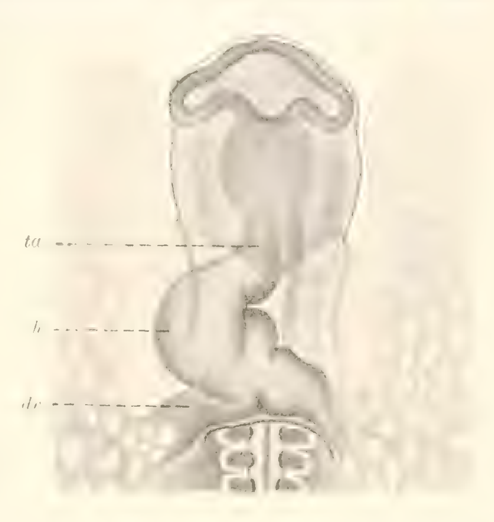


Fig. 718. Herzanlage eines Hühnerembryo mit 14 Urwirbeln nach DUVAL 1889), Fig. 94). *h* Herzanlage. *dv* Uebergang in Dottervene. *ta* Truncus arteriosus.

Ueber die Herzentwickelung bei Reptilien ist nur wenig in der Litteratur vor-



Fig. 719. Querschnitt durch einen Embryo von Lacerta mit 9 Urwirbeln. *h* Herzanlage. *pch* Herzbeutelbrusthöhle. *pm*, *vm* parietales und viscerales Blatt des Mesoderms.

handen. C. K. Hoffmann's (1884) Angabe einer unpaaren ersten Anlage wurde von Junglöw (1899) um so leichter als falsch zurückgewiesen, weil Hoffmann zu dieser Auffassung durch Beobachtung von Embryonen kam, die für ein Urteil über die erste Entwickelung des Herzens viel zu alt waren. Junglöw fand eine paarige Bildung der mesodermalen Herzrinne und erkannte den hemmenden Einfluß, den die Neigung des Kopfes auf die linksseitige Anlage ausübt.

Ich fand bei Embryonen mit 4 Urwirbeln die ersten Herzgefäßzellen in gleichmäßiger paariger Anlage und stimme hierin mit v. Davidoff (1896) überein.

Bei Embryonen mit 6 Urwirbeln beginnt die Vereinigung der beiderseitigen Gefäßzellenstränge am vorderen Ende bei noch voll-



Fig. 720. Querschnitt durch einen Embryo von Lacerta mit 12 Urwirbeln. Bezeichnung wie auf Fig. 719.

kommen paariger Pleuropericardialhöhle. Die Herzrinne ist tiefer. Die Herzzellen sind zahlreicher und liegen meist noch dicht aneinander, doch werden schon feine Spalten zwischen ihnen sichtbar.

Auf eine längere Strecke vereinigt sind die endothelialen Anlagen bei einem Embryo mit 9 Urwirbeln, und durch Auseinanderweichen ihrer Zellen sind sie in das mesenchymatöse Stadium getreten. Ein Schnitt durch den kaudalen, noch paarigen Abschnitt des Herzens giebt das Bild der Fig. 719.

Die beginnende Neigung der Embryonalanlage auf die linke Seite wird bemerkbar und äußert sich auch in der ungleichen Ausbildung der rechten und linken Herzanlage. Die Pleuropericardialhöhle ist noch paarig und nur die rechte zu einer tiefen Herzrinne eingebuchtet.

Bei Embryonen mit 12 Urwirbeln ist im vordersten Querschnitt des Herzens ein fast einheitliches Lumen vorhanden. Weiter kaudal sind nicht alle Zellen in das Epithel eingerückt, und stellenweise ist die mesenchymatöse Form noch erhalten, so namentlich auch am kaudalen Ende (Fig. 720). Hier sieht man gut, wie durch die gesteigerte Neigung des Embryos die rudimentäre linke Herzanlage unter die rechte geschoben wird.

Kaudal vom Herzen sind noch eine kurze Strecke weit die beiden Venae vitellinae zu sehen, dann hört die ohnehin schwächere linke plötzlich auf.

Der unpaare längere Herzabschnitt besitzt in diesem Stadium als Vorstufe der kommenden Biegung schon eine Erweiterung, welche linkerseits neben dem Conus arteriosus in der Richtung zum Kopfe kuppelförmig vorspringt und bedingt, daß die Herzanlage auf dem Querschnitt doppelt getroffen wird.

Dieselbe Formänderung, nur in vergrößertem Maßstabe, macht auch die dem Endothelsäckchen anliegende Wand der linken Pleuropericardialwand mit. Die Pleuropericardialhöhle ist auch jetzt noch paarig.

Ein Embryo mit 14 Urwirbeln besaß gleichfalls noch keine einheitliche Lichtung in der Herzanlage. Mesenchymatöse Stellen wechseln mit einheitlicher oder fast einheitlicher Endothellage ab. Vor der Darmpforte war die Herzanlage noch auf ein kurzes Stück paarig. Die kaudal folgenden Dottervenen waren Gefäße mit geschlossener Wand. Die schwächere linke verschwindet nach ganz kurzem Verlauf. Bis zu dieser Stelle wird später die Herzanlage durch weitere Verschmelzung beider Venen verlängert.

Die Pericardialhöhle ist in der Gegend der Herzmitte unpaar geworden. Ein dorsales Mesocard ist noch nicht gebildet. Dasselbe findet sich bei einem Embryo mit 16 Urwirbeln gut ausgebildet, während das ventrale verschwunden ist. Die Wand des gewundenen Herzschlauches ist meist schon ein glatt geschlossenes Epithel. An einzelnen Stellen finden sich aber noch unregelmäßigere und mitunter nicht in die epitheliale Lamelle eingefügte Zellen. Der kranialste Abschnitt (Conus arteriosus) ist auch jetzt noch mesenchymatös.

Vor der Darmpforte ist der Endothelschlauch immer noch paarig und die Lichtung der weiten Röhren manchmal von protoplasmatischen Scheidewänden durchzogen. Die beiden Röhren setzen sich in die Dottervenen fort, von denen die linke wieder geringeren Durchmesser besitzt. In diesem Stadium etwa beginnen die Herzkontraktionen. Die ersten Blutzellen werden bald darauf bei einem Embryo mit 17—18 Urwirbeln im Herzen sichtbar.

Zum Schlusse dieser Darstellung der ersten Herzentwickelung muß die Abkunft der ersten Herzzellen besprochen werden. Ich vermag darüber folgende Angaben zu machen.

Bei einem Reptilienembryo mit 2—4 Urwirbeln, sei es von Gecko, Lacerta oder Anguis, ist der Kopfdarm nur auf eine ganz kurze Strecke kranial geschlossen und das lockere Zellmaterial des Kopfmesoderms ist von der epithelialen dorsalen Darmwand nicht überall scharf abgrenzbar. Gegen die Darmpforte verdichtet sich das Mesoderm, und unmittelbar nach derselben wird im Seitenplattenabschnitt desselben der Leibeshöhlenspalt sichtbar. Die Splanchnopleura besteht aus hohen, schmalen, cylindrischen Zellen, deren Kerne in ver-

schiedenen Höhen liegen, und welche durch häufige protoplasmatische Ausläufer der äußeren Oberfläche des Epithels meist ein aufgefasertes Aussehen (protenchymatöses Gefüge, His) geben. Diese Ausläufer sieht man oft in Verbindung mit dem an anderen Stellen scharf begrenzten Entodermepithel, dessen Zellkerne dicht an der äußeren Oberfläche liegen und oft abgeplattet erscheinen.

In der Mitte zwischen Darmpforte und erstem Urwirbel werden dann in dem engen Spalt zwischen den beiden Keimblättern, nahe an dem First der Darmfalten die ersten Gefäßzellen sichtbar und stehen noch in deutlicher Beziehung zu ihrem Mutterboden, der Splanchnopleura (Fig. 721). Der erste Beginn einer Zellablösung aus dem epithelialen Verband besteht meist in einem längeren protoplasmatischen Ausläufer, der sich in dem Spalt der Länge nachlegt und dadurch auffällt. Rückt der Kern mit dem Rest des Zellkörpers nach, so nimmt nun die ganze Zelle die gleiche Lage in dem engen Spalt, und ihre Herkunft ist nicht mehr bestimmbar. Teilen sich diese Zellen oder legen sich mehrere frei gewordene aneinander, so entstehen die bekannten Zellenketten, die so sehr für eine Einwanderung auch der Herzzellen zu sprechen schienen. Manchmal löst sich aber auch eine kleine Gruppe von Zellen auf einmal aus dem Epithel, und dann ist dieser Vorgang auch von der Leibeshöhle aus an einer kleinen Vorwölbung des Epithels zu erkennen, und andererseits ist es mir aufgefallen, daß häufig an Stellen, wo sich eine solche Gruppe ablöst, eine Faltenbildung des Epithels erkennbar wird. So leicht es ist, die Abstammung von Gefäßzellen aus der Splanchnopleura zu erkennen, so kann andererseits eine Beziehung der ersten Gefäßzellen zum Entoderm nicht verneint werden. Ich habe schon die beide Keimblätter verbindenden Zellbrücken erwähnt und es finden sich in diesem frühesten Stadium Bilder, die entschieden für einen Zellaustritt aus dem Entoderm an dieser Zelle sprechen (Fig. 722). Es macht manchmal den Eindruck, als ob die beiden noch zusammenhängenden Keimblätter durch eine Flüssigkeitsansammlung auseinander gedrängt und dabei aus beiden Blättern Zellen herausgezogen werden, die im netzartigen Zusammenhang beide verbinden. Diese Zellen werden dann Gefäßzellen und durch Nachschub aus dem Mesoderm vermehrt, während das Entoderm sich rasch schließt. Es ist auch nicht schwer, die für einen Zellaustritt aus dem Entoderm oft gesuchten Karyokinesen zu finden. Es wäre eine genaue Untersuchung früherer Stadien in Bezug auf die Mesodermbildung wünschenswert.

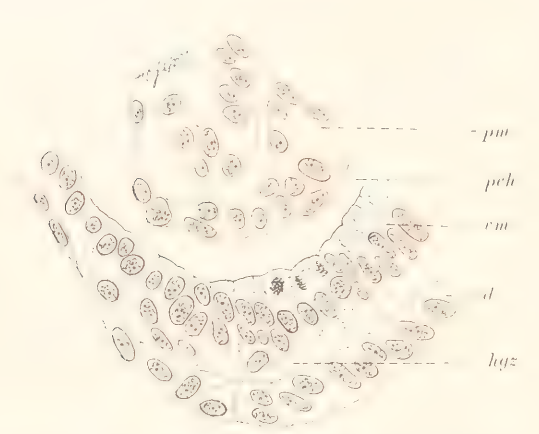


Fig. 721. Teil eines Querschnittes durch einen Embryo von Gecko mit 3—4 Urwirbeln. Sichtbarwerden der ersten Herzgefäßzellen. *hgz* Gefäßzellen. *c* Leibeshöhle. *pm, vm* parietales und viscerales Blatt des Mesoderms. *e* Entoderm.

Auf ähnliche Weise entstehen auch beim Hühnchen die ersten Herzzellen und sind gleichfalls zuerst bei einem Embryo mit 3—4 Urwirbeln, manchmal aber schon bei Embryonen mit 2 Urwirbeln



Fig. 722. Teil eines Querschnittes durch einen Embryo von Gecko mit 3 bis 4 Urwirbeln. Die ersten Herzgefäßzellen hängen mit der Splanchnopleura und mit dem Entoderm zusammen. Bezeichnung wie bisher.

und sehr flach ausgebreitetem Kopfdarm nachweisbar. Auch hier ist nur ein kurzes, geschlossenes Darmstück vorhanden, jedoch ist die kaudal folgende Darmrinne tiefer und anders geformt. Am geschlossenen, zusammengedrückten Kopfdarm ist die dorsale Wand nicht wie bei Reptilien ein hohes Epithel, sondern nur ein feines, epitheliales Häutchen, dessen flache Zellen mit vortretenden Kernen einen innigen Zusammenhang durch protoplasmatische Brücken mit dem weitmaschigen Netzwerk des Kopfmesoderms zeigen.

Dieser Zusammenhang zwischen dem Mesoderm und der dorsalen Darmwand findet sich auch noch kaudal von der Darmpforte und in geringerem Grade bis nahe an den ersten Urwirbel heran.

Die ventrale Wand des geschlossenen Darmes besteht hingegen aus einem höheren, einschichtigen Epithel, welches lateral allmählich in das flache der dorsalen Wand übergeht. Nach der Darmpforte liegt dieser Uebergang an der äußeren Kante der paarigen Darmrinne und prägt sich dadurch schärfer aus, daß mit dieser Linie der Zusammenhang des Mesoderms mit dem Entoderm aufhört. Lateral von dieser Linie, also auch lateral von dem lockeren Mesoblast des Kopfes folgt hier der verdichtete Mesoblastanteil, indem kurz nach der Darmpforte die Pericardialhöhle auftritt.

Der bei Reptilien vorhandene, selbständige, kraniale Zipfel der embryonalen Leibeshöhle fehlt hier. Die Pericardialhöhle erscheint sofort im Zusammenhang mit der außerembryonalen Leibeshöhle.

Die Splanchnopleura zeigt den gleichen Bau wie bei Reptilien und besitzt die gleichen Beziehungen zu den Herzgefäßzellen (Fig. 723).

Ein Zusammenhang der letzteren mit dem hier schon früher geschlossenen Entoderm scheint nicht, oder nur in geringem Maße zu bestehen, während er bei der Ente entschieden vorhanden ist. Das Mesoderm trennt sich also nicht immer zur gleichen Zeit vom Entoderm ab.

Bei einem Embryo von Anguis mit 6 Urwirbeln hat der geschlossene Kopfdarm an Länge zugenommen und gerade vor der Darmpforte und dicht hinter der Mundanlage sind auch die Herzzellenstränge unter dem Darm verschmolzen. Sie setzen sich in



Fig. 723. Teil eines Querschnittes durch einen Hühnerembryo mit 3 Urwirbeln. Die ersten Herzgefäßzellen stehen in Verbindung mit der Splanchnopleura. Bezeichnung wie bisher.

einzelne Zellen fort, die, an der seitlichen Darmwand gelegen, die erste Anlage der Art. mandibulares darstellen. Soweit reicht auch die Pleuropericardialhöhle. Kaudalwärts weichen die soliden Zellenstränge mit den Firsten der Darmfalten auseinander und sind im Vergleich zum früheren Stadium wesentlich stärker geworden. Die Zellabgabe von seiten der Splanchnopleura geht also rasch und energisch vor sich und ist in diesem Stadium für das Herz wohl schon beendet, denn das Epithel der Splanchnopleura besitzt jetzt eine glatte, geschlossene Oberfläche. Die Struktur des Herzzellenstranges ist verschieden. Während er kranial und kaudal (vor dem ersten Urwirbel) ein einfaches, solides Zellenband darstellt, das nur selten zwei Lagen von Zellen erkennen läßt, weichen in der Mitte seiner Länge die Zellen schon auseinander und umgrenzen durch protoplasmatische Brücken meist feine Spalten, seltener weitere Hohlräume, die mitunter am Schnitt wie ein fertiges Gefäß aussehen (Fig. 699).

Meine Beobachtungen an Gecko, Lacerta und Anguis bringen im Vergleich zu den genauen Angaben v. DAVIDOFF's für Gecko nichts wesentlich Neues, und ich bringe sie nur deshalb, weil v. DAVIDOFF die erste Endocardbildung nur bei Embryonen mit 4—5 und 6—7 Urwirbeln beschreibt und auf ältere Stadien nicht eingeht. Bemerken



Fig. 724. **Querschnitt durch einen Hühnerembryo mit 6 Urwirbeln.** *d* **Darm.** *pm, vm* **parietales und viscerales Blatt des Mesoderms.** *hgz* **Herzgefäßzellen.**

möchte ich, daß eine eigene Bezeichnung des verdickten Streifens der Splanchnopleura im Bereiche der Pericardialhöhle als „Gefäßwulst" nicht ratsam erscheint. Es ist ja dieselbe Bildung, die man als Herzplatte seit langem bezeichnet, und welche wohl zur Lieferung des myoepicardialen Mantels frühzeitig verdickt erscheint, während die Abgabe von Gefäßzellen eine derartige Verdickung wohl kaum verlangt und eine solche auch nicht streng an dieselbe gebunden erscheint.

Beim Hühnchen dauert die Lieferung der Gefäßzellen für das Herzendothel von seiten der Splanchnopleura länger an und ist bei einem Embryo mit 6 Urwirbeln noch in vollem Gange (Fig. 698).

Die ventrale Darmwand ist jetzt glatt geschlossen. Die früheren protoplasmatischen Verbindungsbrücken fehlen. Die Anlage des Herzens ist noch in ganzer Länge paarig, aber am kranialen Ende steht ihre Vereinigung unmittelbar bevor (Fig. 724). Gerade hier ist der Zusammenhang der Herzendothelzellen mit der Splanchnopleura deutlich zu sehen. Weiter kaudal, hinter der Darmpforte tritt die Bildung der Herzzellen mit faltenartigen Leisten der Splanchnopleura in Beziehung, die viel ausgesprochener sind als bei Reptilien (Fig. 698). Bei Embryonen mit 8 Urwirbeln besitzt die Splanchnopleura ein gleichmäßiges Epithel mit glatter Außenfläche und die Zellabgabe ist beendet.

Die Angaben über die erste Entstehung der Herzendothelzellen bei Säugetieren lauten sehr verschieden. HEAPE (1883) meinte, daß die verdickte Splanchnopleura (Herzplatte von HIS) sich in zwei Blätter spalte, von denen das äußere den myoepicardialen Mantel, das innere das Endothel liefere. ASSHETON (1895) beobachtete beim Kaninchen die Bildung des Kopfmesoderms aus dem Entoderm, wie beim Hühnchen. Es beginnt die Abgabe von Zellen noch vor der Ab-

trennung des ersten Urwirbels und ist nahe dem Rande der Embryonalanlage besonders stark. Das unter dem Ektoderm sich ansammelnde Zellmaterial ist bei einem Embryo mit 2 Urwirbeln dann soweit verdichtet, daß es unter Bildung der Pleuropericardialhöhle auseinanderweicht. Die Zellabgabe von seiten des Hypoblast dauert fort und die jetzt zwischen der verdickten Splanchnopleura und dem Ektoderm gelegenen und mit beiden verbundenen Zellen sind also Herzzellen und stammen aus dem Entoderm.

Diese Ansicht Assheton's von der entodermalen Entstehung des Herzens ist nicht vereinzelt. Duval (1897) und Martin (1901) geben das gleiche auch für die Fledermaus und die Katze an. Beim Hund scheint nach Bonnet (1901) die Bildung auf andere Weise vor sich zu gehen. Es wird hier das Mesoderm nur von der seitlichen Kante der Urdarmplatte aus gebildet und andererseits vom Primitivknoten nach vorn geschoben. Das auf diese Weise zur Zeit der Herzbildung am Rande der embryonalen Kopfregion angesammelte, verdichtete, mesenchymatöse Mesoderm ist vom Entoblast scharf getrennt. Woher die zwischen beiden Keimblättern sichtbaren ersten Herzzellen kommen, erwähnt der Autor nicht, doch käme bei Berücksichtigung der glatt geschlossenen Entodermanlage wohl nur das Mesoderm in Frage.

Nach der Beobachtung der genannten Forscher käme demnach auch bei Säugetieren als Mutterboden für die Herzendothelzellen sowohl das Entoderm wie Mesoderm in Betracht, und es ergiebt sich wohl daraus, wie nebensächlich und müßig die Frage eigentlich ist, die so lange Zeit das Hauptinteresse in Anspruch nahm, ob das Herz eine mesodermale oder entodermale Bildung sei. Ich glaube, nur das ist bemerkenswert, daß sich die Herzbildung enge an die Bildung des Kopfmesoderms anschließt und von der Art und Weise und der Zeit seiner Entstehung auch die des Herzens abhängt. Die Auffassung, daß die vom Entoderm abgegebenen Herzzellen eigentlich doch Mesodermzellen sind, die sich nur verspätet vom Darm lösen, fördert als Umschreibung einer Beobachtungsthatsache die Erkenntnis nicht.

Zusammenfassung.

Vergleichen wir die Herzentwickelung bei den 3 Abteilungen der Amnioten, so ergiebt sich zunächst, daß nur bei Säugetieren eine paarige Anlage des Herzens in dem Stadium sich findet, in welchem dasselbe einen gleichmäßig durchgängigen epithelialen Schlauch darstellt. Ich konnte wenigstens bei Reptilien wie Vögeln ein solches Stadium nicht auffinden, und bei der schon in der mesenchymatösen Form vorgeschrittenen Vereinigung beider Anlagen ist ein solches Stadium auch kaum mehr denkbar. Die häufig vorkommenden Bilder, wie das der Fig. 714, hatten frühere Forscher veranlaßt, auch für das Endothelrohr eine durchaus paarige Anlage zu beschreiben.

Ist folglich einerseits der Begriff des paarigen Herzens bei Amnioten einzuschränken, so kann andererseits die bisher beliebte Einteilung der Herzentwickelung in die unpaare und paarige Form der ersten Anlage gleichfalls nicht mehr aufrecht erhalten werden, denn die allererste Anlage ist eben bei allen Wirbeltieren paarig. Nur bei Cyclostomen wäre eine primäre, unpaare Anlage bei der geringen Dottermasse und der späten Herzanlage denkbar, doch fehlt hier noch eine entscheidende Untersuchung.

Es erscheint also zunächst gerechtfertigt, da ontogenetisch das Herz paarig sich anlegt, auch eine paarige Urform desselben anzunehmen und damit den alten Streit zu entscheiden, an dem seit BALFOUR so viele Forscher teilgenommen haben. Ich glaube, das wäre ein Irrtum. Zu einem solchen Entscheid könnte nur ein Untersuchungsobjekt verwendet werden, bei dem keine fremde Ursache für die paarige Bildung aufzufinden wäre. Dieser Bedingung entspricht aber kein einziges der bisher darauf untersuchten Objekte. Bei allen läßt sich der Dotter (RABL) als Ursache einer sekundär paarigen Herzanlage (BALFOUR) geltend machen, denn erst nach dem Abheben des Kopfes vom Dotter wird die Anlage unpaar.

Ich kann RÜCKERT gegen P. MAYER (1886) nur recht geben, wenn er in der Entwickelung des Herzens der Selachier keinen Beweis für eine paarige Urform finden kann. Freilich finde ich andererseits, wie erwähnt, auch keinen Beweis für eine primäre unpaare Bildung. Auch RAFFAELE (1892) versuchte die paarige Urform des Herzens aus seinen Untersuchungen an Selachiern zu erschließen. Doch gelingt es ihm ebensowenig wie allen späteren Autoren, welche diese Ansicht vertreten, zwingende Gründe dafür vorzubringen. Sie können eben, wie ich glaube, an dem bisher verwendeten Material auch nicht erbracht werden, und der Streit dreht sich immer nur um Hypothesen. Es ist ja sehr wohl möglich, vielleicht sogar wahrscheinlich, daß die Urform des Herzens paarig war oder besser gesagt, daß das unpaare Herz aus der stellenweisen Verschmelzung paariger kontraktiler Gefäße hervorgegangen ist; es ist aber auch denkbar, daß sie primär unpaar war. Es ist hier daran zu erinnern, daß Amphioxus ein unpaares ventrales Bauchgefäß besitzt, doch fehlt freilich jede zuverlässige Angabe über die Entwickelung desselben. Nimmt man übrigens ein paariges Gefäß als Vorstufe der Herzbildung an, so müßte man sich dahin einigen, einen bestimmten Abschnitt dieser Gefäße als Herzanlage zu bezeichnen, wenn auch sonst in Form und Bau kein Merkmal dafür vorliegt.

Fassen wir am Schluß unserer Betrachtung der Herzentwickelung bei Wirbeltieren das Ergebnis kurz zusammen, so lautet es:

Die Bildung des Herzens erfolgt bei den Embryonen aller Wirbeltiere in übereinstimmender Weise. Es lassen sich in der Ontogenese drei aufeinanderfolgende Entwickelungsstadien erkennen, erstens das Stadium der anfänglichen soliden Zellenstränge, zweitens das mesenchymatöse Stadium und drittens das Stadium des endothelialen Rohres mit einheitlicher Lichtung. Zu Beginn des ersten Stadiums ist die Herzanlage bei allen Wirbeltieren paarig, doch erfolgt bei Anamniern noch im Verlaufe derselben die Verschmelzung. Bei Amnioten verschiebt sich die letztere, und zwar bei Sauropsiden in das zweite, bei Säugetieren in das dritte Stadium. Ursache davon ist die nach Form und Zeit verschieden ablaufende Abschnürung des Kopfes vom Dotter.

Ob an der Lieferung der ersten Herzgefäßzellen sich bloß das Mesoderm oder das Entoderm oder beide Keimblätter beteiligen, hängt bei Amnioten und vielleicht auch bei Amphibien davon ab, um welche Zeit und auf welche Weise die Bildung des Kopfmesoderms erfolgt.

Die erste Entwickelung von Blut und Gefäßen bei Holoblastiern.

Von S. Mollier.

A. Amphibien.

Urodelen. Bei einem Embryo von Triton alp. mit 6 abgeschnürten Urwirbeln sind auf dem Querschnitt an dem unsegmentierten Mesoblast der Seitenplatte zwei Abschnitte unterscheidbar (Fig. 725), ein dorsaler und ein ventraler.

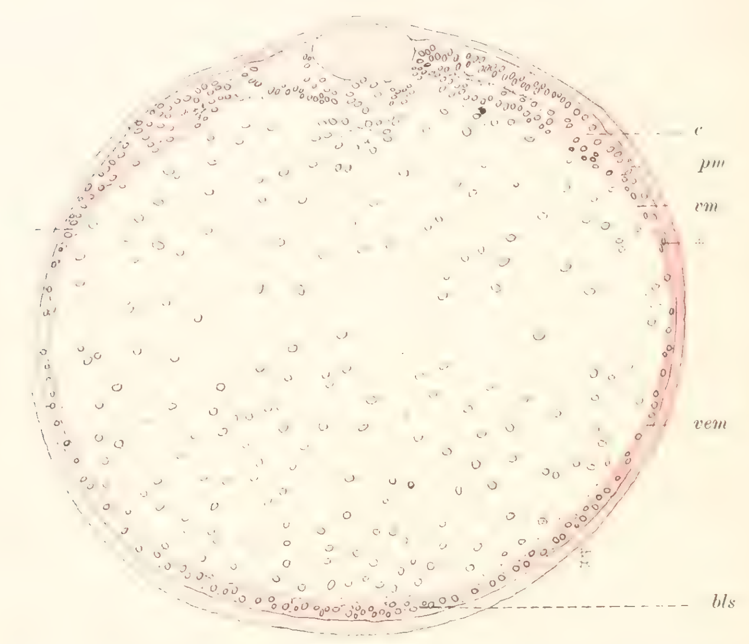


Fig. 725. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 6 Urwirbeln im Bereich der Vorniere und entsprechend Linie 3 der Fig. 674. *c* Leibeshöhle. *pm*, *vm* parietales und viscerales Blatt des Mesoderms. * Grenze des dorsalen epithelialen und des ventralen Mesoblastes. *vem* ventraler Mesoblast. *bls* ventrales zellreicheres Mittelfeld.

Sie unterscheiden sich dadurch, daß im dorsalen Abschnitt der sichtbare Leibeshöhlenspalt (*c*) die beiden schon epithelialen Blätter der Seitenplatte als Somato- und Splanchnopleura (*pm*, *vm*) voneinander trennt, während der ventrale Anteil aus einer einschichtigen, oder zweischichtigen Lage unregelmäßiger, fest- oder auch lockergefügter Zellen besteht.

Beide Teile bilden eine zusammenhängende und selbständige Deckschicht auf dem Entoblast, welche nur am Blastoporus mit dem Umschlagsrand zusammenhängt (Fig. 726 und Fig. 729) und zwar so, daß der ventrale nicht epitheliale Anteil von dem ventralen und seitlichen Umfang desselben ausgeht (Fig. 726).

Ein kleines ventrales Feld des Entoderms bleibt aber doch zunächst noch Mesoblast frei (Fig. 727 und Fig. 728). Es ist dies die Stelle,

wo der epitheliale Darm in den Dotter übergeht. Also die Stelle der späteren ersten Leber- und Herzanlage.

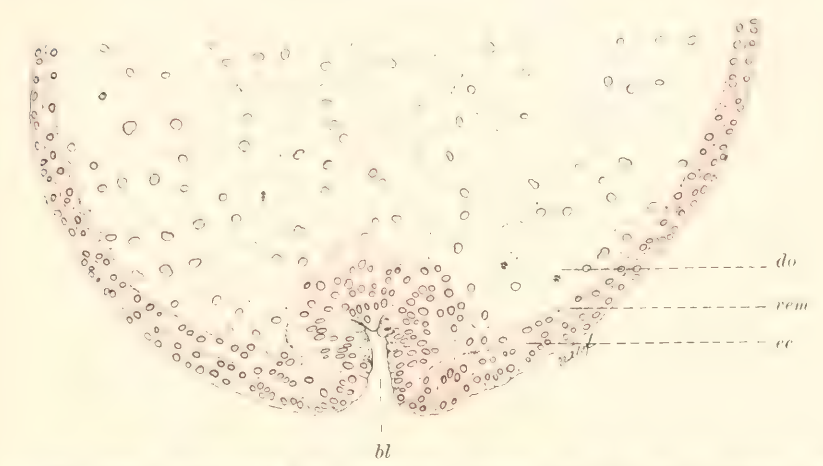


Fig. 726. Querschnitt durch denselben Embryo wie Fig. 725 im Bereiche des Blastoporus entsprechend Linie *4* der Fig. 729. *do* Dotter. *vem* ventraler Mesoblast im Zusammenhang mit der seitlichen Urmundlippe. *ec* Ektoderm. *bl* Blastoporus.

Fig. 727. Fig. 728.

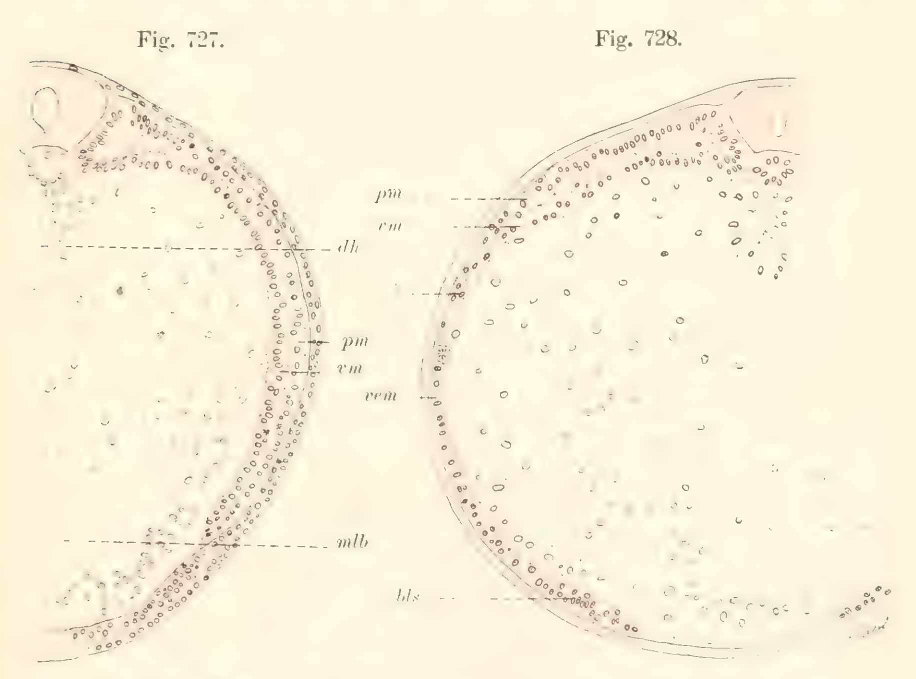


Fig. 727. Querschnitt durch denselben Embryo wie Fig. 725, vor der Vorniere, entsprechend Linie *1* der Fig. 729. *dh* Darmhöhle. *mlb* Mundleberbucht. *pm*, *vm* parietales und viscerales Blatt des Mesoderms.

Fig. 728. Querschnitt durch denselben Embryo wie Fig. 725 entsprechend Linie *2* der Fig. 729. Bezeichnungen wie in Fig. 725. *bls* ventraler zellreicher Randstreifen.

Es endet hier der paarige epitheliale dorsale Mesoblastanteil noch seitlich von der Mittellinie (Fig. 727) und auch die unpaare solide Mesoblastschicht besitzt median vorne einen zwickelförmigen Ausschnitt, so daß sie am Querschnitt paarig erscheint (Fig. 728).

Auf einem sagittalen Medianschnitt (Fig. 729) ist daher der ventrale Mesoblast bloß als kurzer Zellstreif vom Blastoporus bis nahe an die Uebergangslinie des Epithels der Mundleberbucht in den Dotter zu verfolgen (*vem*).

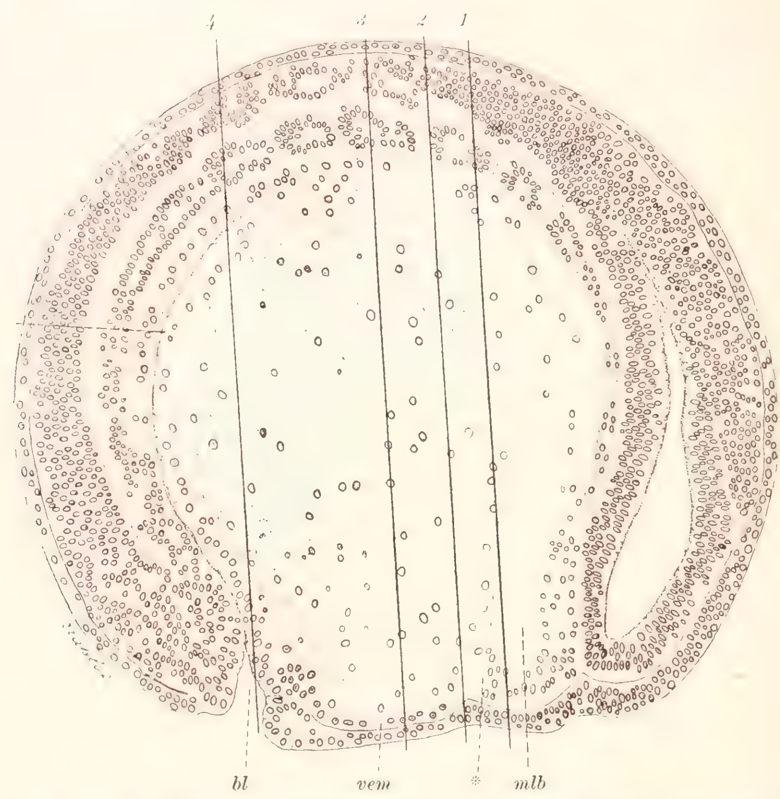


Fig. 729. Sagittaler Medianschnitt durch einen Embryo von Triton mit 6 Urwirbeln. *mlb* Mundleberbucht. *bl* Blastoporus. *vem* ventraler Mesoblast. * Uebergang der epithelialen Darmwand in den Dotter. Die Linien *1*—*4* zeigen die Lage der Querschnitte der Fig. 725—728 an.

Der histologische Bau der ventralen Mesoblastlage ist nicht überall der gleiche. Es läßt sich leicht eine, wenn auch geringe Dickenzunahme eines medialen Streifens vom Blastoporus aus nach vorne zu feststellen, welcher Streifen sich auch seitlich gegen die übrige stets einschichtige und sehr flache Mesodermlage gut abgrenzt (Fig 725, *bls*). Auch auf dem Medianschnitt (Fig. 729) erkennt man im ventralen Mesoblast den größeren Zellreichtum des kranialen Abschnittes an der alternierenden Lage der Kerne.

Diese Verdickung betrifft, wie das die Fig. 728 zeigt, auch die Randstreifen des ventralen Mesoblastes im Bereiche des kranialen Zwickels.

Denken wir uns diese verdickte Partie des ventralen Mesoderms auf die Fläche projiziert, so hätte sie beistehende Form eines kurzen breiten zelligen Streifens, der sich an seinem vorderen Ende gabelt und der an seinem Ende mit der ventralen Urmundlippe zusammenhängt (Fig. 730). Es ist aber zu dieser Zeit der verdickte zellige Streif nur ein Teil der allgemeinen mesoblastischen Decke des Entoblastes, speciell des soliden nicht geordnet epithelialen Anteiles desselben.

Eine genaue Beobachtung der ventralen Mesoblastlage läßt aber erkennen, daß der verdickte doppelschichtige Mittelstreif derselben in seiner inneren, dem Dotter zugekehrten Lage aus einer kleineren Zahl und aus flacheren Zellen besteht als die fester gefügte Außenlage, in welcher die Kerne regelmäßiger und enger stehen (Fig. 725 und Fig. 728).

Es läßt sich ferner feststellen, daß Zellen der inneren Schicht durch Zellteillungen und Zellverschiebungen aus den Elementen der äußeren Schicht hervorgehen. Man könnte also sagen, daß der einschichtige ventrale Mesoblastmantel im Bereiche eines ventromedialen Streifens

Fig. 730. Fig. 731.

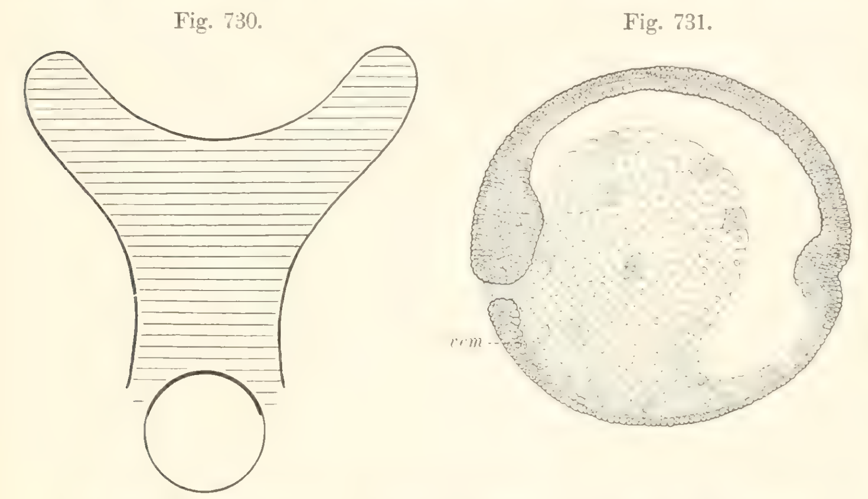


Fig. 730. Schematisches Rekonstruktionsbild des ventralen verdickten zellreicheren Mesoblastfeldes.

Fig. 731. Sagittaler Medianschnitt durch einen Embryo vom Axolotl mit Medullarwülsten nach BELLONCI (1884) Fig. 11, Taf. IV. *vem* ventraler Mesoblast.

eine Lage flacher Zellen bildet, die gegen den Dotter zu liegen und zunächst noch mit ihrem Mutterboden fest zusammenhängen. Da aber diese Wachstumszone innerhalb des ventralen Mesoblastes der erste einleitende Vorgang zur Bildung des Blutes ist, so muß die Frage nach der Entstehungsweise des ventralen Mesoblastes hier Interesse haben.

Auf Fig. 731 sehen wir den ventralen Mesoblast in einem wesentlich jüngeren Entwickelungstadium, als keilförmigen Zellstreif von der ventralen Urmundlippe sich verjüngend nach vorne ziehen. Die Form ist hier gerade die umgekehrte wie später. Der Mesoblast ist am Urmund am dicksten, also nachbarlich seiner Bildungsstätte, von welcher er sich ausbreitet.

Ob aber der ventrale Mesoblast ausschließlich vom Urmund aus

zwischen die beiden primären Keimblätter vorgeschoben wird (O. Hertwig) oder ob sich an seiner Bildung auch der zellige Dotter in der Umgebung des Urmundes beteiligt oder ob das Material für das Mesoderm bei der Zellenbewegung während der Gastrulation in seine Lage gebracht wird und sich im Anschluß an die Bewegung der Urmundlippe vom Entoderm abspaltet, ist fraglich.

Bellonci (1883) meint, daß beim Axolotl der ventrale Abschnitt des Mesoblast vom Urmunde aus in situ durch Zellabspaltung von Seite des Dotters entsteht. Er macht darauf aufmerksam, daß die Zellen des ventralen Mesoblastes anfangs die charakteristischen Eigentümlichkeiten der Dotterzellen besitzen, nur kleiner sind als diese.

Brachet (1903) beschreibt gleichfalls in einer ausgezeichneten neueren Arbeit die Bildung des mittleren Keimblattes bei Urodelen durch Delamination an der Oberfläche des Entoblastes.

Erwähnenswert ist ferner, daß auch Hubrecht auf Grund seiner Beobachtungen über die Bildung des Mesoderms bei Säugetieren auf den Gedanken kommt, daß bei Amphibien ventral am Dotter im Anschluß an den Zusammenhang des Mesoderms mit dem Entoderm an der Urmundlippe vielleicht eine Mesodermbildungsstelle anzunehmen sei.

Bildet diese Frage also zur Zeit noch einen Streitpunkt in der Litteratur, so spricht doch viel für die von Brachet neuerdings vertretene Ansicht; doch muß für Urodelen daran festgehalten werden, daß sich der solide Anteil des Mesoderms jedenfalls bald vom Entoderm löst und zu einer selbständigen Zelllage wird, die nur am Urmund noch längere Zeit mit dem inneren Keimblatt im Zusammenhang bleibt. Daß aber zur Zeit des erst geschilderten Stadiums gar keine Beziehung des Mesoderms zum Entoderm besteht, wage ich nicht zu behaupten. Man sieht doch hin und wieder Stellen die für einen Zellnachschub aus dem Entoblast in den Mesoblast sprechen.

Es finden sich zwischen der ganz flachen Mesodermlage und dem Dotter kleine platte Zellen, die manchmal mit dem Entoblast, an anderen Stellen mit dem Mesoblast zusammenhängen und es erscheint mir wahrscheinlich, daß in die lockere innere Lage des verdickten Mesodermstreifens auch um diese Zeit noch vom Dotter her Zellen übertreten.

Es wäre hier auch noch die Frage aufzuwerfen, ob bei der Bildung des verdickten Feldes im ventralen Mesoblast bloß die lokale Zellvermehrung desselben eine Rolle spielt oder ob nicht auch eine langsame Zellverschiebung in kranialer Richtung vom Blastoporus her zu einer stärkeren Schichtung führt.

Achtet man auf die Größenverhältnisse des Dotters während dieser Wachstumszeit und auf die Veränderung der Schichtenhöhe des ventralen Mesoblastes, sowie auf die Zahl und Verteilung der Zellteilungen, so erscheint eine solche Zellverschiebung nicht unwahrscheinlich.

Das gegebene Bild des Mesoblastes bei einem Embryo mit 6 Urwirbeln ändert sich in der Folge nur langsam und erst bei einem Embryo mit der doppelten Urwirbelzahl ist neues zu beobachten.

Das verdickte Feld des ventralen Mesoblastes ist nun deutlicher ausgesprochen (Fig. 732 *bls*) und die Zunahme desselben muß größtenteils auf Rechnung des Mesoblastes selbst gesetzt werden. Der Zellnachschub vom Blastoporus kann wohl nur mehr ein geringer sein, denn der Mesoblast erscheint schon fast von den Blastoporuslippen abgelöst (Fig. 733).

Das verdickte Mittelfeld des ventralen Mesoblastes ist im kranialen Abschnitt mehrschichtig geworden und die äußere geschlossene epithe-

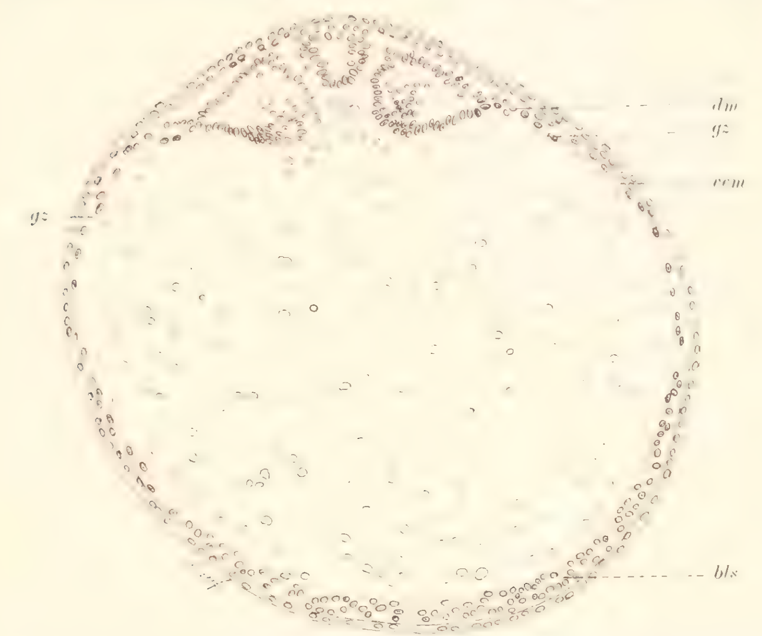


Fig. 732. Querschnitt eines Embryo von Triton mit 12 Urwirbeln durch die Mitte des Dotters. *dm* dorsaler Mesoblast. *vem* ventraler Mesoblast. *bls* zellreicheres Mittelfeld. *gz* Gefäßzellen.



Fig. 733. Querschnitt desselben Embryo der Fig. 732 durch den Blastoporus (*bl*). *dm* dorsaler Mesoblast geht bei * in den ventralen Mesoblast (*vem*) über, der sich von den Urmundlippen gelöst hat. *gz* Gefäßzellen.

liale Lage des früheren Stadiums ist nicht mehr klar ausgesprochen, während gegen den Dotter zu die Entfernungen der Kerne wie früher größere sind und in der an den Dotter unmittelbar angrenzenden Lage jetzt manchmal fast selbständig liegende flache Zellen angetroffen werden.

Die beiden kranialen verdickten Randstreifen des ventralen Mesoblastes zeigen schon eine weitere Sonderung. Sie sind nicht mehr Teilstücke der allgemeinen mesoblastischen Decke, sondern sie haben sich abgelöst und sind selbständig geworden. Gleichzeitig sehen wir den Mesoblast mit einer sehr flachen Zellschicht diese paarigen Zellstränge (*bls*), Randstreifen sind sie nicht mehr, von außen her decken (Fig. 734).

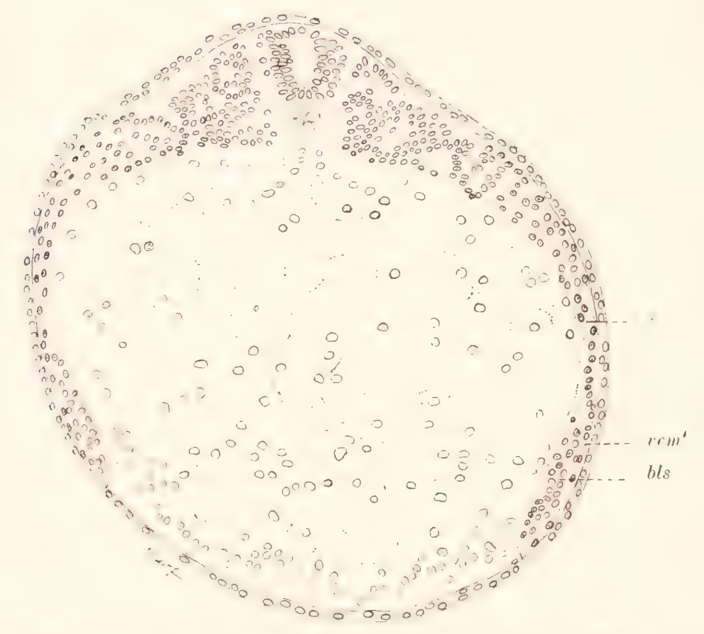


Fig. 734. Querschnitt desselben Embryo wie Fig. 732 und 733 im Bereich der Leberanlage. * Grenze des dorsalen und ventralen Mesoblastes. Der ventrale zellreichere Randstreifen (*bls*) hat sich vom deckenden Mesoderm (*vem'*) gesondert.

Die Veränderung zwischen Fig. 673 und 679 kann verschieden erklärt werden. Es ist möglich, daß der Mesoblast den abgetrennten Zellstreif wieder überwächst oder es löst der abgetrennte Zellstreif selbst oberflächliche Zellen ab, die sich aneinander legen und den Mesoblast ventralwärts über den Zellstreif herab ergänzen. Die Beobachtung des Zellverhaltens läßt eher die zweite Art für die hier statthabende gelten, und doch spricht die Tatsache, daß die Mesoblastdecke, wenn sie den Zellstreif überwachsen hat, dann selbständig bis zur ventralen Mittellinie vorwächst, eher für die erste Möglichkeit.

Die beiden paarigen Mesoblaststreifen steigen nach vorne zu sanft an, verjüngen sich und enden nahe der Stelle, wo die ersten Gefäßzellen zur Bildung des Herzens und der Venenschenkel sich finden (vergl. Fig. 679).

Bei aufmerksamer Prüfung der einzelnen Schnitte dieser Serie

findet man auch jetzt noch vereinzelte freie Zellen zwischen Dotter und Mesoderm, und zwar wie früher an regellosen Stellen des ventralen Mesoblastes.

Es wird jedenfalls mit der Möglichkeit zu rechnen sein, daß es sich hier um einen Nachschub von Zellen aus dem Dotter in das



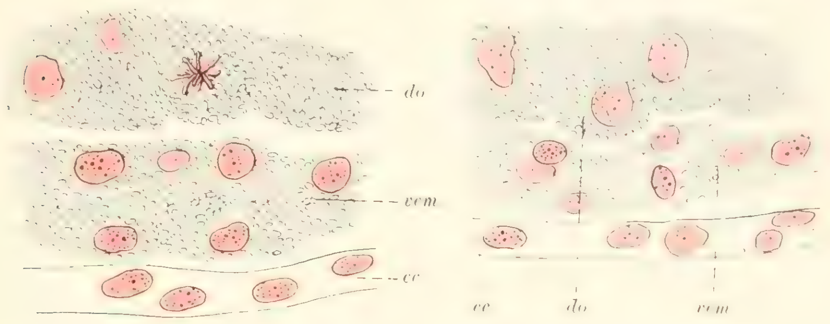


Fig. 735a u. b. Einzelheiten aus Querschnitten durch denselben Embryo der Fig. 734. a zeigt eine Teilungsfigur an der Dotteroberfläche, b eine halb aus der Dotteroberfläche herausragende Zelle. *ec* Ektoderm. *vem* ventraler Mesoblast. *do* Dotter.

Mesoderm handelt, wenigstens weisen Teilungen oberflächlicher Dotterzellen (Fig. 735a) und halb aus dem Dotter herausgetretene Zellen (Fig. 735 b) darauf hin.

Andererseits werden aber in diesem Stadium im Bereiche der Grenzlinie des dorsalen und ventralen Mesoblastes gesetzmäßig angeordnete vereinzelte Zellen sichtbar (Fig. 732 und 733 *gz*), welche, soviel ich bei dem für histogenetische Fragen so sehr ungünstigen Objekte sehen konnte, von der Splanchnopleura stammen und einzeln, oft in größeren Abständen zu finden sind. Wie ihre Weiterentwickelung lehrt, sind es die ersten Gefäßzellen, die im Embryo sichtbar werden.

Bei Embryonen mit 16 Urwirbeln sind die Randstreifen vom Mesoblast meistens völlig gesondert (Fig. 736) und auch der folgende kraniale Teil des unpaaren verdickten Mittelstreifens zeigt in der Regel den Beginn des gleichen Vorganges der Abtrennung und

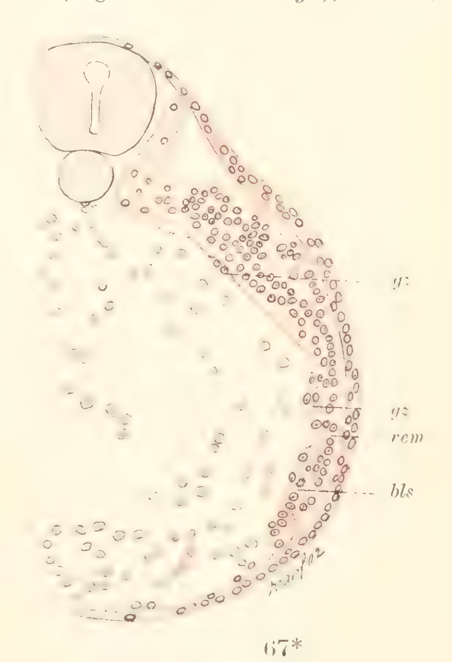


Fig. 736. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 16 Urwirbeln im Bereich der Leberanlage *gz* Gefäßzellen. *vem* ventraler Mesoblast. *bls* paariger Schenkel des ventralen Zellstranges.

folgenden Bildung einer den Mesoblast ergänzenden einschichtigen Zelllage an (Fig. 737). Hier kann aber die allmähliche Ergänzung der

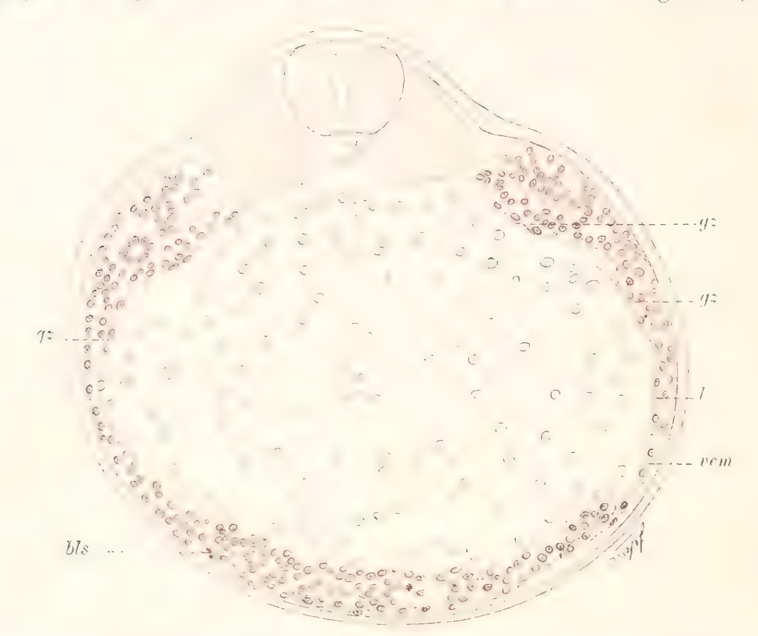


Fig. 737. Querschnitt durch denselben Embryo wie Fig. 736, jedoch weiter kaudal gelegen. *gz* Gefäßzellen. *l* Lakunen. *vem* ventraler Mesoblast. *bls* ventraler Zellstrang.

mesoblastischen Decke ventralwärts durch oberflächliche, sich zusammenschließende Zellen des Streifens kaum bezweifelt werden. Es ist nichts dagegen einzuwerden, diesen Vorgang als Delamination zu bezeichnen.

Wie früher nimmt der Zellstreif kaudal an Dicke ab und vor dem Blastoporus ist jetzt nur eine dünne einschichtige, oft nicht ganz geschlossene Mesoblastlage vorhanden (Fig. 738), die ihren früheren Zusammenhang mit den Urmundlippen gelöst hat.

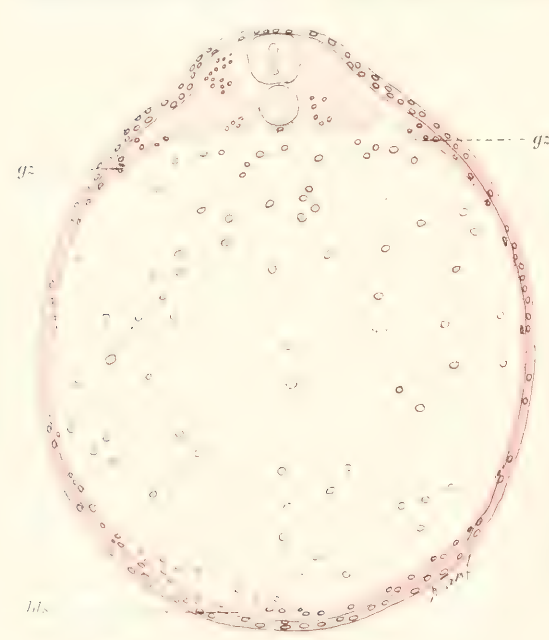


Fig. 738. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 16 Urwirbeln vor dem Blastoporus. *gz* Gefäßzellen. *bls* ventrales zellreicheres Mittelfeld.

In diesem Stadium sind außer jenen Gefäßzellen im Hinterkopf und Vorderrumpf, welche die Bildung des Herzens und der Venenschenkel desselben veranlassen, auch im übrigen Rumpfabschnitt jene zwischen Mesoderm und Entoderm an der Uebergangslinie beider Mesoblastanteile gelegenen Gefäßzellen zahlreicher vorhanden (Fig. 736 und 737).

Im Bereiche der Vorniere sind

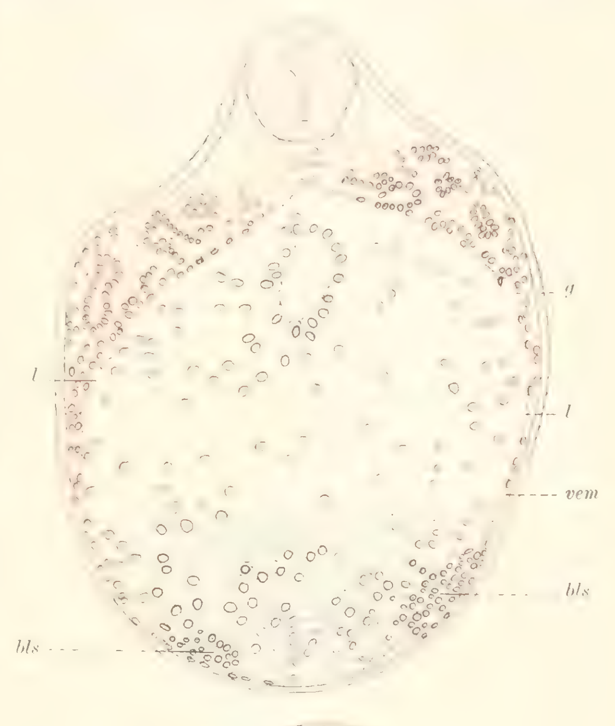


Fig. 739. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 18 Urwirbeln im Bereiche der Leberanlage. *g* Gefäße. *l* Lakunen. *vem* ventraler Mesoblast. *bls* paarige Schenkel des ventralen Zellstranges.



Fig. 740. Weiter kaudal gelegener Querschnitt durch denselben Embryo wie Fig. 739. *bls* ventraler zellreicher Strang. *vem* ventraler Mesoblast. *g* Gefäße. *l* Lakunen.

ferner in der an Fig. 736 und 737 erkennbaren Lage gleichfalls Gefäßzellen sichtbar geworden. Sie stammen von der Splanchnopleura und bilden später ein Vornierengefäß.

Endlich werden auch einzelne flache isolierte Gefäßzellen an der seitlichen Dotteroberfläche unter dem Mesoderm erkennbar. Ob diese bloß vom ventralen Mesoderm oder auch vom Dotterentoderm abgegeben werden, konnte ich nicht entscheiden.

Diese ersten Gefäßanlagen wurden schon von früheren Autoren beobachtet.

Maurer (1892) sah bei einem Siredonembryo mit 15 Urwirbeln unmittelbar vor der Vorniere an der seitlichen Dotteroberfläche zwei Gruppen von lockeren Zellen auf dem Querschnitt (loc. cit. Fig. 1b), von denen er die dorsale Gruppe als Bindegewebszellen (ventrales-mediales Bindegewebe) auffaßt und aus der nachbarlichen Splanchnopleura ableitet. Im Gegensatz dazu stammt aber die ventrale Gruppe aus dem Entoderm (Uebereinstimmung mit Goette und Schwink) und ist nichts anderes als die Anlage von Blut und Endothel (Vena subintestinalis).

Diese beiden Zellgruppen sind also bei Siredon wie bei Triton und Axolotl vorhanden. Aber die Deutung muß nach meiner Auffassung eine ganz andere sein. Denn erstens handelt es sich bei der dorsalen Gruppe nicht um Bindegewebszellen sondern um Gefäßzellen (für Vornierengefäße) und zweitens ist die ventrale Gruppe nur die Fortsetzung der Herzanlage, nicht aber ein Abschnitt der Vena subintestinalis im Sinne Maurer's.

Endlich entsteht aus dieser Zellgruppe nur ein Gefäß, kein Blut und sie stammt nicht vom Entoderm sondern wie die dorsale von der Darmfaserplatte.

Houssay (1893) bildet einen Querschnitt durch einen gleichaltrigen Embryo vom Axolotl ab und bezeichnet die vorhandene Zellgruppe (sie entspricht der ventralen Maurer's) als Anlage der Vena subintestinalis. Er denkt sich die Bildung dieses Zellstreifens durch Verschmelzung einzelner segmentaler, entodermaler Zellgruppen.

Bei einem Embryo mit 18 Urwirbeln ist der zellreichere Strang des ventralen Mesoblastes wesentlich verändert.

Man vergleiche die Fig. 734 und 736 mit der Fig. 739, ferner die Fig. 735 mit der Fig. 740.

Sowohl die vorderen paarigen Zipfel, wie der unpaare Abschnitt setzen sich schärfer von dem anstoßenden oder deckenden dünnen Mesoblast ab und andererseits verlieren sie stellenweise ihre bisher scharfe Grenze gegen das Entoderm, den Dotter.

Die Bilder, die aufeinanderfolgende Schnitte geben, sind sehr verschieden. Einmal erscheint der Zellenstrang noch ebenso deutlich vom

Fig. 741. Fig. 742.

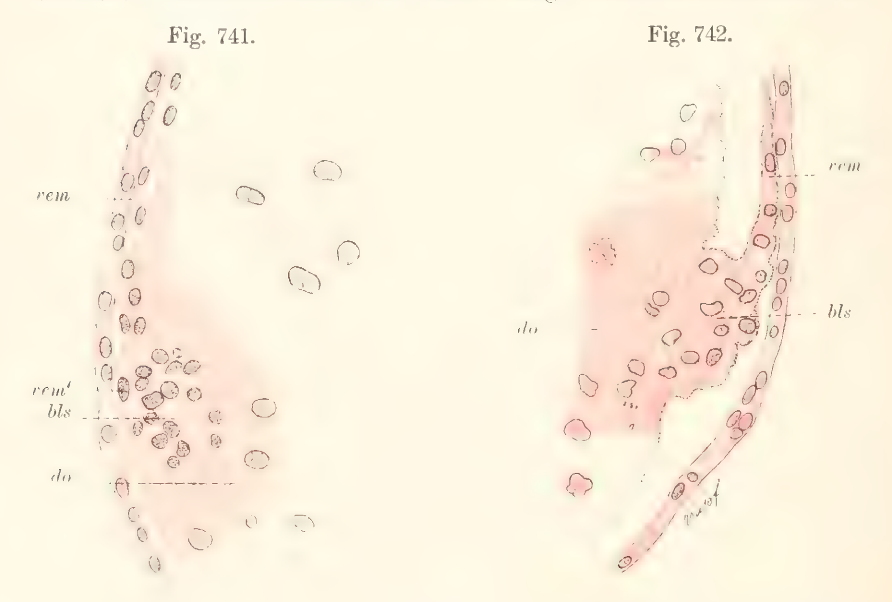


Fig. 741 und 742. Der paarige Schenkel des Zellstranges eines gleichalterigen Embryos (wie Fig. 739 u. 740) bei starker Vergrößerung. *vem* ventraler Mesoblast. *vem'* derselbe über dem Zellstrang. *bls* ventraler Zellstrang. *do* Dotter. *dok* Dotterkerne. *ec* Ektoderm.

Dotter getrennt wie früher; ein anderes Mal macht es den Eindruck, als ob der Zellenstrang wohl noch selbständig in Bezug auf sein Zellenmaterial wäre, aber er liegt dem Dotter so dicht an, daß er mit ihm verschmolzen zu sein scheint (Fig. 741).

Für eine derartige innige Verbindung des Zellstranges mit dem Entoderm spricht auch ein Befund, den ich wiederholt an schlecht konservierten Embryonen machen konnte. Es hatte sich bei diesen Embryonen nämlich das Mesoderm vom Dotter weit abgehoben, während der paarige verdickte Zellstreif allein mit dem Dotter im Zusammenhang blieb (Fig. 742).

Wieder auf anderen Schnitten ist endlich auch das Zellmaterial des Stranges von dem Dotter nicht mehr gesondert (Fig. 743). Es geht eins ins andere über.



Fig. 743. Der paarige Schenkel des Zellstranges eines Embryo mit 18 Urwirbeln bei starker Vergrößerung (Immers.). *rem* ventraler Mesoblast. *rem'* derselbe, den Zellenstrang *bls* deckend. *dok* Dotterzellkerne.

Die Zellen des Stranges unterscheiden sich von den benachbarten Dotterzellen nur durch ihre geringere Größe. Die kleineren Kerne desselben färben sich etwas dunkler und liegen näher beisammen. Jetzt findet man aber häufig in der Nachbarschaft des Zellenstranges zwischen den großen Dotterzellen ebensolche kleinere Elemente (Fig. 743*) und es bleibt nur die Wahl anzunehmen, daß entweder die Zellen des Stranges in den Dotter eindringen und den Dotterzellen ähnlich werden

oder aber daß die Dotterzellen sich durch Teilung vermehren, verkleinern und so einen Beitrag zum Zellenmaterial des Stranges liefern.

Was aber hier für den kranialen paarigen Teil des Zellenstranges gesagt wurde, gilt ebenso für den folgenden unpaaren.

Es besteht also um diese Entwickelungszeit an der ventralen Fläche des Dotters ein zelliger Strang (Fig. 685), der auf eine gewisse vordere Strecke selbständig, kaudal davon aber noch ein Teil der einheitlichen Mesoblastlage um den Dotter ist.

Derselbe gabelt sich an seinem vorderen Ende und umfaßt mit den Gabelstücken die Leberanlage. Ebenso läuft er jetzt auch kaudal vor dem After in zwei Zipfel aus, welche aber auf dem Querschnitt flach und zellarm erscheinen. Sie umgreifen den After.

Da diese flachen Zellstreifen keine Blutzellen sondern nur leere Endothelröhren bilden, so dürfen sie nicht mehr dem ventralen Blutzellenstrang zugerechnet werden.

Mit weiterer Längenzunahme des Dotters kommen diese paarigen Streifen ventral vor dem After zur Vereinigung und trennen so allmählich auf eine kurze Strecke den Blutzellenstrang vom After.

Der ventrale Zellstrang ist die sog. „Blutinsel" der Autoren und zeigt nicht durchwegs, aber stellenweise eine innige Beziehung zum Dotter, so namentlich auch im Bereiche der kranialen Gabelstücke. Diese Beobachtung ist wohl die Ursache, daß sowohl Schwink wie Brachet die Blutinsel vom Entoderm ableiten, indem sie dieses Stadium als Anfangsstadium der Blutbildung beschreiben.

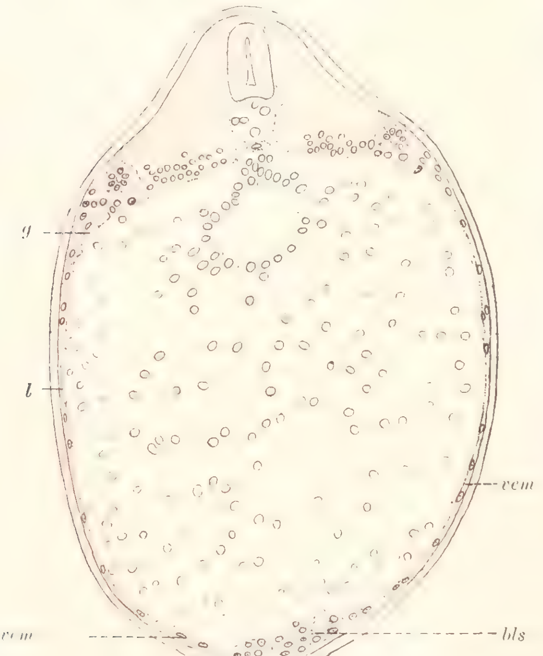


Fig. 744. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 18 Urwirbeln. *g* Gefäß. *l* Lakunen. *vem* ventraler Mesoblast. *bls* ventrales zellreicheres Mittelfeld.

Betrachtet man die Fig. 739 und 743, so begreift man die Abneigung von Brachet und Schwink gegen den Gedanken, von der dünnen einschichtigen Mesoblastlage dieses Stadiums das massige Zellmaterial des Stranges ableiten zu wollen. Doch erweist sich Schwink als der bessere Beobachter, indem er die enge Beziehung zwischen Blutinsel und Mesoderm bei Urodelen erkannte und eine rein mesodermale Abstammung der Blutinsel nicht zu vertreten wagte. Da er es aber im Sinne einer strengen Scheidung der organbildenden Fähigkeiten der einmal getrennten Keimblätter

für ausgeschlossen hielt, daß beide Keimblätter an der Blutbildung sich beteiligen könnten, so reservierte er sich sein Urteil, welches Keimblatt hier ausschließlich in Frage kommen müßte, bis auf weitere Beobachtungen.

Untersucht man die geschilderten Beziehung des Blutzellenstranges zum Dotter genauer, so läßt sie sich, wie ich sagte, auch dadurch erklären, daß die früher geschlossen liegenden Zellen des Stranges sich lockern und dann gegen den Dotter an- und zum Teil ziemlich tief in denselben eindringen. Es verliert der Zellenstrang einerseits seine scharfe Begrenzung gegen das Entoderm, andererseits seine frühere Form einer gleichmäßig dicken zelligen Platte, indem ihre Oberfläche gegen den Dotter zu uneben, höckerig wird (Fig. 739).

Auch die Struktur des Zellstranges ändert sich. Man erkennt neben Haufen eng aneinander liegender Zellen, welche sich wie früher gegenseitig abplatten, auch solche, die durch ihre Rundung auffallen



Fig. 745. **Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 20 Urwirbeln.** *gz* Gefäßzellen. *g* Gefäße. *l* Lakunen. *vem* ventraler Mesoblast. *bls* paariger Schenkel des Blutzellenstranges.

und zwischen sich Lücken lassen. Zweifellos geschieht diese Lockerung unter dem Einflusse einer Flüssigkeitsansammlung, welche diese intercellulären Spalten erfüllt und welche auch seitlich am Dotter die Mesoblastlage stellenweise abzuheben beginnt. Weiter kaudal sehen wir bei vielen Embryonen dieses Alters durch eine stärkere Ansammlung der Flüssigkeit die Mesoblastdecke ventral abgehoben (Fig. 744) und gerade dadurch wird das hier liegende vermehrte Zellmaterial des Mesoderms deutlich, welches nicht mehr zum Blutzellenstrang gehört, sondern später bloß das Endothelrohr eines Gefäßes liefert.

Bei einem Embryo mit 20 Urwirbeln ist die Lockerung des

Blutstranges weiter gediehen (Fig. 681) und im vorderen Drittel des unpaaren Abschnittes am weitesten voraus (Fig. 746). Gruppen

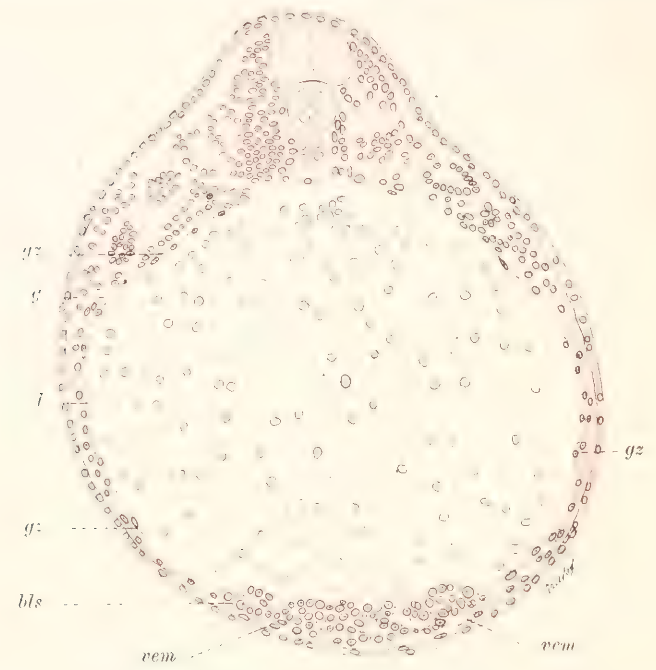


Fig. 746. Querschnitt weiter kaudal durch denselben Embryo der Fig. 745. *gz* Gefäßzellen. *gf* Gefäße. *l* Lakunen. *vem* ventraler Mesoblast. *bls* Blutzellenstrang.

dichter oder auch schon locker aneinander liegender Zellen werden durch weitere Lücken geschieden. Die Zellgruppen, die am Dotter liegen, sind wie früher von diesem stellenweise nicht abgrenzbar (Fig. 683). Manchmal erscheinen sie so tief in demselben eingegraben, daß sie fast ihren Zusammenhang mit dem Zellenstrang verloren zu haben scheinen und einzelne Stellen geben Bilder, welche den Gedanken an eine Zellabgabe von Seite des Dotters geradezu aufdrängen. Ich glaube aber, man darf die Annahme eines sekundären Zuschusses von Zellmaterial von seiten des Entoderms zum mesodermalen Zellenstrang nur in engen Grenzen gelten lassen, aber andrerseits nicht kurzweg abweisen, weil bei manchen Embryonen mitten im Dotter ohne Zusammenhang mit dem mesodermalen Strange sich Zellen fanden, die alle Charaktere jener gerundeten Elemente besaßen, die zum Zellenstrange gehörig sicherlich Blutzellen werden.

Auch Goette (1875 und 1890) hatte schon für Bufo wie für Petromyzon die Entstehung von Blutzellen mitten im Dotter gesehen.

Der Zellenstrang ist jetzt bis auf das kaudale Drittel ganz oder zum Teil durch eine dünne Mesoblastlage vom Ektoderm getrennt (Fig. 747) und wie gesagt, scheint das Zellmaterial hierzu vom Strang selbst abgegeben zu werden. Nicht selten findet man nämlich flache Zellen an der Oberfläche des Zellstranges einzeln ohne Anschluß an die ventrale Mesoblastkante und das scheint dafür zu sprechen, daß eine plattzellige äußerste Schicht zur Ergänzung der seitlichen dünnen Mesoblastlage am Dotter abgespalten wird.

Der Rest bleibt Blutzellenstrang und von seinen Elementen zeigen einige gleichfalls die Tendenz sich abzuflachen und den Strang gegen den Dotter zu abzugrenzen. Aber noch ist selbstverständlich kein

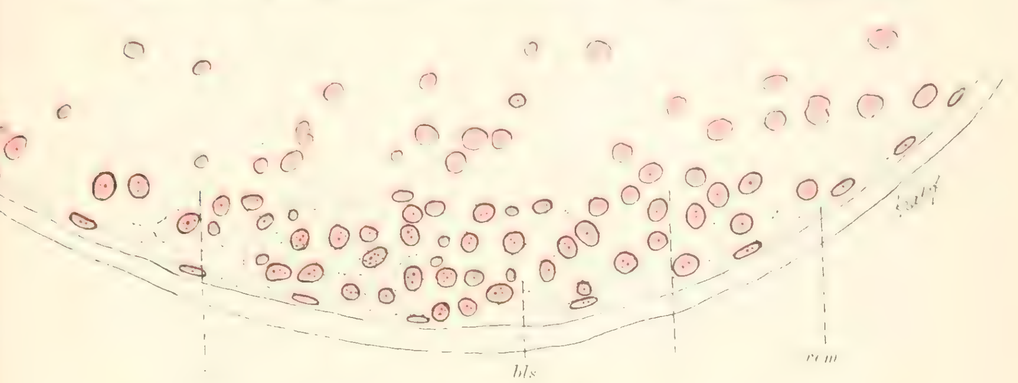


Fig. 747. Teil eines Querschnittes durch denselben Embryo von Fig. 745 und 691. *rem* ventraler Mesoblast. *bls* Blutzellenstrang bei + im innigen Anschluß an den Dotter.

geschlossenes Gefäß vorhanden, da ja die innige Beziehung zwischen Strang und Dotter an vielen Stellen in höchster Entwickelung steht.

Erinnern wir uns des auf p. 1056 Gesagten, so haben wir also streng genommen nunmehr im Blutzellenstrang ein Material vor uns, das von der ersten einschichtigen Mesoblastdecke abstammt und wahrscheinlich einen Zuschuß vom Entoderm erhalten hat.

Die ventrale Mesoblastdecke ist nach vollendeter Bildung und Abtrennung des Stranges wieder eine einschichtige, flache Zellplatte rings um den Dotter geworden.

In diesem Stadium scheint das schlagende Herz die Flüssigkeit wenn auch noch regellos, so doch zu bewegen und die Folge davon ist eine raschere Lockerung der Zellen des Blutstranges, welche namentlich am Vorder- und Seitenrande desselben deutlich wird. Der Grund hierfür liegt darin, daß um diese Zeit auf der Vorderfläche und den Seitenflächen des Dotters, zwischen diesem und der dünnen Mesoblastdecke feine Kanäle in Form eines Netzwerkes deutlich geworden sind (Fig. 745 und 746, *l*), deren erste Anlagen schon im letzten Stadium sichtbar waren (Fig. 739 und 740, *l*).

Die Flüssigkeit scheint um diese Zeit aus den Spaltlücken zwischen den Zellen des Stranges in diese seitlichen Rinnen vorgedrängt zu werden und so die Randpartien des Stranges besonders zu lockern. Andererseits werden aber dadurch auch die Zellen in dieser Richtung allmählich verschoben und sammeln sich zahlreicher an, jetzt aber ohne ihre gerundete Form zu verlieren.

Die Ausbildung dieser röhrenförmigen Lakunen, welche zunächst ohne tiefen Eindruck im Dotter mehr durch ein Abheben der Mesoblastlage gebildet erscheinen, geht in cranio-kaudaler Richtung vor sich und bewirkt vorne einen Anschluß des paarigen Schenkels des Blutzellenstranges an die Venenschenkel des Herzens. Die Rekonstruktion des Verlaufes und der topographischen Anordnung dieses Netzwerkes von Kanälen ergiebt in diesem Stadium so außerordentlich wechselnde Bilder, daß man verleitet werden könnte, einen raschen

Wechsel dieses Lakunennetzes anzunehmen; ihre Form zunächst nicht für etwas Gesetzmäßiges zu halten. Vielleicht ist das erst der Fall, wenn endothelausgekleidete Gefäße am Dotter bemerkbar sind.

Ob diese Gefäßbildung, die schon beim Embryo mit 20 Urwirbeln sichtbar wird, dadurch zu stande kommt, daß Gefäßzellen schon bestehenden Kanälen eine Wandbekleidung verschaffen, oder ob diese Dottergefäße volle Neuanlagen sind, kann ich nicht sagen.

Trotz vieler Bemühungen habe ich auch nicht zu entscheiden vermocht, ob an der Lieferung dieser Gefäßzellen für das Dottergefäßnetz (Fig. 692 *gfz*) außer dem Mesoblast auch der Entoblast beteiligt ist. Ich glaube bestimmter nur sagen zu können, daß im Bereiche der epithelialen Splanchnopleura keine Gefäßzellen vom Entoderm abgegeben werden, während viele Beobachtungen dafür sprechen, daß seitlich am Dotter dies vorkommt.

Es scheint aber auch ein Teil des Dottergefäßnetzes vielleicht durch Sprossung von lokalen ersten Anlagen gebildet zu werden und so die Entstehung des Gefäßnetzes ein komplizierterer Vorgang zu sein.

Jedenfalls werden die ersten geschlossenen Gefäße, wie die ersten Gefäßzellen an der Grenze des dorsalen und ventralen Mesoblastanteils sichtbar [1]).

Bei einem Embryo mit 27 Urwirbeln ist die Entwickelung so weit gediehen, daß damit die Beschreibung abgeschlossen werden kann.

Der Blutzellenstrang ist in seinem vordersten Abschnitt zu einem Gefäßrohr, der Vena vitellina (Subintestinalvene) geworden, welche durch Zunahme des Plasmas ausgedehnt, Platz genug hat zur völligen Isolierung der im Plasma aufgeschwemmten Blutzellen (Fig. 749).

Fig. 748. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 25 Urwirbeln. *dv* Dottervene. *g* Verbindungsgefäß derselben zum Herzen. *ao* Aorta. *qu* Qergefäß der Vorniere. *vc* Vena cardinalis. *vgg* Vornierengang.

Dieses Gefäß ist in seinem vordersten paarigen Stück zu seiten der Leber an die Venenschenkel des Herzens jetzt durch ein weites Gefäß (Fig. 748) angeschlossen.

Die endotheliale Gefäßwand ist aber nur ganz vorne fertig gebildet und hier sieht man, daß nicht nur gegen den Dotter, sondern auch gegen die äußere dünne Mesoblastlage eine sehr feine Gefäßwand sich findet, die aus großen ganz flachen Zellen gebildet ist. Ich glaube, das letztere sowohl aus Zellen des Stranges wie aus solchen der Mesoblastdecke hervorgeht.

Vergleicht man aber den Querdurchmesser des entstandenen Ge-

1) Ueber die Form, die Lage und die Vergleichung der ersten Gefäßbahnen im Amphibienembryo wird in einer besonderen Arbeit demnächst berichtet werden.

fäßes mit jenem des früheren soliden Zellenstranges, so wird es sehr wahrscheinlich, daß die Randteile des letzteren zur Bildung leerer Endothelröhren des Dottergefäßnetzes aufgebraucht werden und an der Blutbildung keinen Anteil haben.

Weiter kaudal verschwindet zuerst die äußere Gefäßwand und ihre Stelle übernimmt die allgemeine Mesoblastlage, dann erscheint die Gefäßwand auch gegen den Dotter zu vielfach unterbrochen und an solchen Lücken beobachtet man noch den innigen Zusammenhang einzelner Blutzellen mit dem Dotter und sieht in ihrer Nachbarschaft nicht selten auffallend große, stark granulierte Dotterkerne liegen (Fig. 749).

Kurz vor dem After sind nur mehr wenige locker liegende Zellen in einem Raum zwischen Dotter und Mesoblast, endlich zwischen

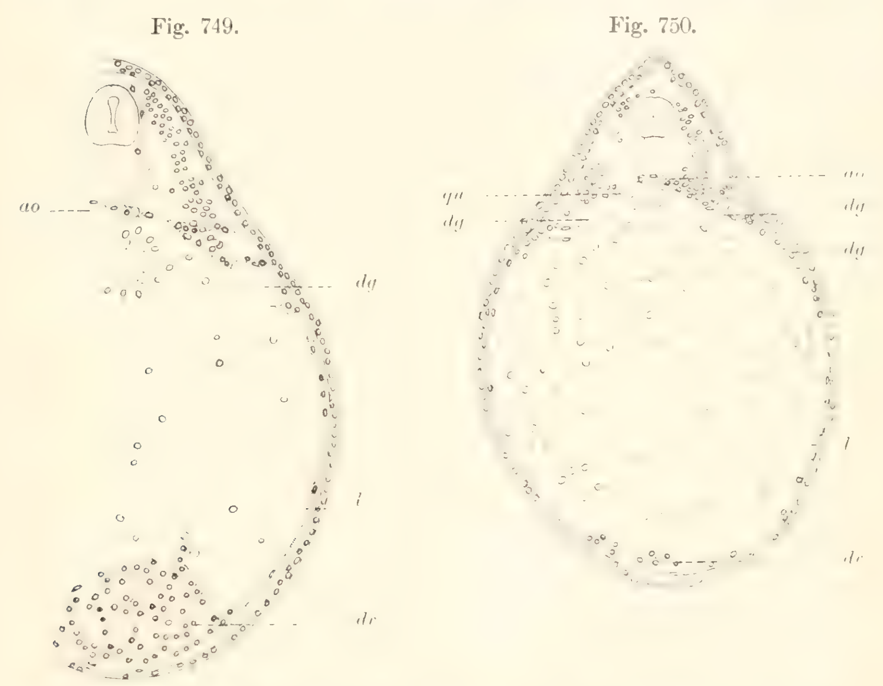


Fig. 749—750. Zwei Querschnitte durch einen Embryo von Triton mit 25 Urwirbeln. *ao* Aorta. *qu* Quergefäß. *dv* Dottervene. *dg* Dottergefäß. *l* Lakunen.

Dotter und Ektoblast vorhanden; dieser Raum eröffnet sich seitlich in die am Dotter befindlichen Lakunen (Fig. 696).

An seinem kaudalen Ende geht der Raum in ein Gefäß über, das links und rechts den After umgreift und sich über denselben mit dem der anderen Seite in die Kaudalvene fortsetzt. Es ist dieses paarige Gefäß schon im vorigen Stadium am Rande des von den Urmundlippen gelösten ventralen Mesoblastes aus Zellen desselben entstanden.

Da sich jetzt auch in den übrigen embryonalen Gefäßen und im Herz Blutzellen finden, so muß man sagen, daß die kompakte Zellenmasse des ersten mesodermalen Stranges gelockert und langsam abgeschwemmt wird, nachdem sie erst einen vorderen kleinen Abschnitt

der Gefäßwand ganz — und einen folgenden zum Teil zu bilden im stande war. Dieser Eintritt der Zellen in die Zirkulation dauert aber noch längere Zeit an und betrifft nicht alle Zellen; denn man kann kaudal im lakunären Teil des Gefäßes alle Uebergänge von platten, an der Wand liegenden, werdenden Endothelzellen und gerundeten Blutzellen finden.

Es wird also der noch wandungslose Raum allmählich zum geschlossenen Gefäß gemacht.

Es ist der Vorgang aber nicht etwa derart zu denken, daß kranial im Blutzellenstrang gebildete, gerundete Zellen kaudalwärts geschoben werden und hier Endothel liefern. Es sind vielmehr, wie das aus der Beschreibung hervorgeht, in loco Gefäßzellen dafür entstanden, nur wird nach Eintritt der Blutbewegung und Verschiebung der Zellen die Möglichkeit einer Abgrenzung aufgehoben.

Die Anlage des Dottergefäßsystems ist kaudal fortgeschritten. Im vorderen Drittel sind es geschlossene endotheliale Röhren, weiter kaudal noch Rinnen, welche in netzförmiger Anordnung die seitliche Dotteroberfläche einnehmen und vorne mit den ventralen Gefäß, kaudal mit dem noch wandungslosen Blutraum zusammenhängen. Dieses Netz reicht bis an die Grenze beider Mesoblastanteile herauf. Von hier aus steht es durch segmentale Quergefäße mit der Aorta in Verbindung (Fig. 750). Diese Quergefäße erscheinen schon in dem früheren Stadium angelegt und gehen wohl aus Gefäßzellen der Splanchuspleura hervor, doch scheint auch eine Sprossung von der Aorta und den Dottergefäßen her mitbeteiligt zu sein. In den engen Gefäßen am Dotter finden sich schon jetzt vereinzelte Blutzellen und manchmal stehen sie jetzt auch hier in inniger Beziehung mit dem Dotter, solange sie in wandungslosen Rinnen liegen (Fig. 751). Ich glaube aber es ist nicht notwendig, deshalb ihre Entstehung aus dem Entoblast in so spätem Stadium an diesen Stellen anzunehmen. Beachtet man das Verhalten des ventralen Mesoblastes auf diesem Bilde, so erscheint die Umschließung der Lakunen durch sich ausbreitende Mesodermzellen sehr wahrscheinlich.

Fig. 751. Dotterlakunennetz eines gleichaltrigen Embryos bei starker Vergrößerung. *blz* Blutzellen. *l* Lakunen. *dok* Dotterkerne. *ec* Ektoderm. *vem* Mesoderm.

Fassen wir das Ergebnis dieser Untersuchung kurz zusammen. Im ventralen Mesoblast entsteht frühzeitig ein verdickter Streif, die sogen. „Blutinsel“. Er löst sich von der ventralen Urmundlippe und

vom übrigen Mesoblast ab. Er sondert sich in einen kranialen Abschnitte, der Gefäßwand und Blutzellen liefert und in einen kaudalen Abschnitt, der bloß Gefäßwand liefert.

Der kraniale Abschnitt ist unpaar. Er erscheint nur an seinem vorderen Ende durch die Leberanlage in zwei Zimpfel auseinander gedrängt, während der Uebergang in das kaudale paarige Gefäß vorübergehend hier eine eben solche Teilung andeutet.

Der Blutzellenstrang tritt hierauf durch eine gewisse Zeit in innigen Anschluß an den Dotter, macht sich später durch Ausbildung eines Endothelbelags wieder von ihm frei und wird endlich zu einem Gefäß, der Vena vitellina (Subintestinalvene), welche ihren mittlerweile umgebildeten und gelockerten zelligen Inhalt in die an sie angeschlossenen Gefäße und Lakunen als Blutzellen abführt.

So gewinnt dieselbe auch durch ein vorher gebildetes Endothelrohr sekundären Anschluß an das kaudale Ende des Herzens.

Es entsteht also allmählich aus dem Blutzellenstrang der kraniale Teil des Rumpfabschnittes der Subintestinalvene (Vena vitellina), während der kaudale Teil als leeres Endothelrohr gebildet wird. Es ist bemerkenswert, daß diese beiden Abschnitte anfänglich ohne Grenze in einander übergehen, ja man könnte sagen, daß beide Anlagen sich nur der Masse des Zellmaterials nach unterscheiden. Aber auch seitlich vom Blutzellenstrang entstehen leere Endothelröhren und auch hier ist eine genaue Abgrenzung des Blutzellenstranges nicht möglich.

Die Beziehung des Blutzellenstranges zum Dotter ist eine sekundäre und ist einer zweifachen Deutung möglich. Entweder erfolgt hier ein Nachschub von Zellen aus dem Entoderm oder diese Verbindung steht in Beziehung zur Umwandlung der Zellen des mesodermalen Stranges zu roten Blutkörperchen. Jedenfalls dauert, letzteren Fall angenommen, die Einwirkung des Dotters eine gewisse Zeit und es ist vielleicht mehr als ein bloß zufälliges Zusammentreffen, daß bald nach der Lösung der Zellen vom Dotter in denselben das erste Hämoglobin nachweisbar wird (siehe Rückert 1903 und unten p. 1180). Es läßt sich jedoch aus der Untersuchung kein Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme erbringen, da wir einen färberischen Nachweis des Hämoglobins noch nicht zu führen vermögen (siehe p. 1180 Anm.).

Was den möglichen Nachschub von Zellen aus dem Dotter in den Blutzellenstrang anlangt, muß die Entscheidung hier außerordentlich schwer sein, denn eine Bewegung der Zellen aus dem Strange in den Dotter oder umgekehrt aus dem Dotter in den Strang wird kaum auseinander zu halten sein.

Der Eindruck aber, den man aus der Beobachtung des Zellverhaltens an zahlreichen Serien bekommt, ist entschieden der, daß die Möglichkeit eines geringen Zellzuschusses von seiten des Entoderms zum Blutzellenstrang nicht ganz ausgeschlossen werden kann. Denkbar ist es natürlich auch, daß beide Annahmen gleichzeitig gültig wären.

Die Frage, aus welchem Keimblatt das Blut bei Amphibien hervorgeht, wäre also dahin zu beantworten, daß bei Urodelen vor allem der ventrale Mesoblast als Blutbildner in Frage kommt, ein Zuschuß von seiten des Entoderms in früheren Stadien vielleicht aber nachweisbar ist.

Dieser Zuschuß kann vielleicht als Fortsetzung jenes Dela-

minationsprozesses aufgefaßt werden, der primär den ventralen Mesoblast aus dem Dotterentoderm hervorgehen läßt.

Anuren. Die Ansicht fast aller Untersucher geht dahin, daß die Blutbildung bei Anuren vom Dotter aus erfolgt, die Blutzellen also von den entodermalen Dotterzellen durch Teilung abgegeben werden. Nur Brachet (1903) erklärt sich in einer neuen Arbeit für eine mesodermale Entwickelung des Blutes, obwohl er bei Urodelen eine rein entodermale Entstehung desselben schildert und, wie ich darzutun versuchte, mit Unrecht. Gerade bei Anuren wäre es nach meiner Meinung aber eher möglich, eine entodermale Abstammung des Blutes zu vertreten, denn was die Anuren von den Urodelen unterscheidet, ist gerade die verschiedene Weise der Mesodermbildung. Der im Anschluß an den Urmund gebildete Mesoblast bleibt auf der Dotteroberfläche als Deckschicht liegen, die sich anfänglich nicht vom Dotter abgrenzen läßt und durch Teilung der Zellen allmählich kleinzelliger wird. Ob diese ersten Mesoblastzellen bloß vom Urmund aus geliefert werden, oder ob auch das Entoderm vor dem Urmund sich an ihrer Entstehung beteiligt, ist wohl schwer zu entscheiden; aber es ist kaum ein Grund einzusehen, warum eine Beteiligung des Entoderms, die Brachet neuerdings beschreibt, ausgeschlossen sein sollte.

Die Mesoblastlage differenziert aber noch zur Zeit ihres Zusammenhanges mit dem Dotter den Blutzellenstrang in ähnlicher Form wie bei Triton durch stärkere Proliferation ihrer Elemente auf dem bekannten medianen kranial gespaltenen Feld des ventralen Mesoblastes. Tritt darauf die Loslösung des Mesoblastes in dorsoventraler Richtung ein, so trennt sie nur die seitliche Mesoblastdecke vom Dotter. Der Blutzellenstrang bleibt, soviel ich an Embryonen von Bufo cin. beobachten konnte, ununterbrochen noch längere Zeit mit dem Dotter im Zusammenhang und seine Trennung erfolgt erst zu derselben Zeit, in

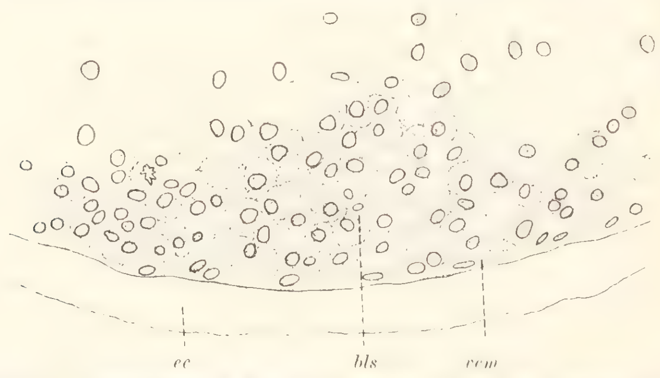


Fig. 752. Blutzellenstrang eines Embryos von Bufo. *ec* Ektoderm. *vem* ventrales Mesoderm. *bls* Blutzellenstrang.

der sich bei Triton der Blutzellenstrang vom Dotter aus seiner sekundären Beziehung zu ihm frei macht. In dieser Zeit ist er schon zum Teil von einer Mesoblastlage gedeckt, die ich von oberflächlichen Zellen des Stranges selbst ableiten möchte, während Brachet, wie ich glaube, eine Ueberwachsung annimmt.

Nach dieser Darstellung ist man also wohl berechtigt histogenetisch eine entodermale Entstehung von Blutzellen anzunehmen, wenn auch

die von SCHWINK geäußerte Anschauung zulässig ist, daß der blutzellenbildende Entoblast vielleicht als ein vom Dotter verspätet abgelöster Mesoblast aufzufassen sei. Ich kann BRACHET nicht beistimmen, wenigstens nicht für Bufo, daß der Mesoblast erst vom Dotter sich völlig delaminiert und dann die Blutzellenmasse als rein mesodermales Produkt abtrennt. Während ich ihm völlig beistimme, wenn er einen späteren sehr innigen Zusammenhang der Blutinsel mit dem Entoblast beschreibt, so innig, daß er eine Teilnahme des letzteren an ihrer Bildung nicht absolut zu verneinen wagt. Eine Vorstellung dieser Beziehung geben die Fig. 752 u. 753.

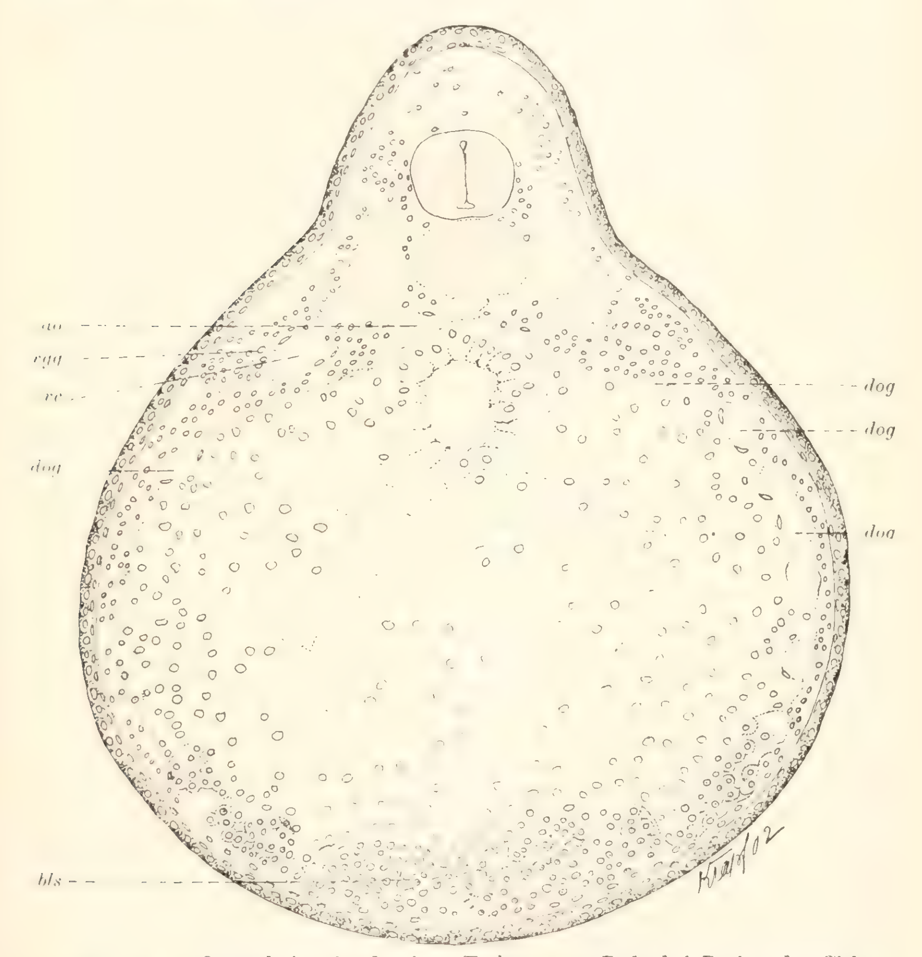


Fig. 753. Querschnitt durch einen Embryo von Bufo bei Beginn der Cirkulation. *bls* Blutzellenstrang. *dog* Dottergefäße. *ao* Aorta. *vc* Vena cardinalis. *rgg* Vornierengang.

Bei Embryonen von Bufo sieht man oft den Leibeshöhlenspalt seitlich am Dotter im Mesoblast sichtbar werden, ohne daß die Splanchnopleura schon epithelial angelegt oder gar vom Entoblast abgespalten wäre. Die Delamination derselben erfolgt hier auch meist in Form kleiner Spalten, die sich erweitern und einzelne lockere Zellen enthalten.

Diese Spalten fließen dann zusammen und die einzelnen nun verstreut zwischen Dotter und Splanchnopleura liegenden Zellen sind nichts anderes als Gefäßzellen für das Dottergefäßnetz.

Bei der Delamination können dann selbstverständlich einzelne Zellen im Zusammenhang mit dem Mesoderm, andere mit dem Entoderm beobachtet werden. Ich glaube ferner für die seitlich am Dotter auftretenden Gefäßzellen einen Nachschub von Zellen in geringem Maße von beiden Keimblättern gesehen zu haben, wenigstens sprechen Bilder wie das der Fig. 754 sehr dafür.

Die weitere Umgestaltung des viel breiteren und zellreicheren Blutzellenstranges ist bei Anuren insofern anders als bei Triton, daß derselbe in einzelne Zellenstränge (Fig. 753) (wohl netzartig) sich sondert, welche zunächst durch vorspringende Leisten des Dotters und in geringerem Maße der Mesodermdecke abgegrenzt werden und folglich tief im Dotter eingegraben erscheinen. Sie stehen auch jetzt noch in innigster Beziehung zu demselben, obwohl die Stränge sich stellenweise durch Ausbildung einer Endothelbekleidung vom Dotter zu isolieren beginnen. Gleichzeitig werden diese Stränge durch die sich sammelnde Flüssigkeit gelockert, die Zellen runden sich, sobald sie einzeln liegen und werden endlich aus den Räumen seitlich und vorne in das Dotterrinnennetz oder ins Herz abgeschwemmt. Die lateralsten Stränge werden dadurch zuerst zu Gefäßbahnen gehöhlt. Es geht also aus dem Blutzellstrang nicht ein Gefäß (Rusconi'sche Vene) wie bei Urodelen hervor, sondern ein ventrales Dottergefäßnetz, in dem aber, wenigstens im kranialen Abschnitt, ein mediales Gefäß wie bei Urodelen sichtbar wird.

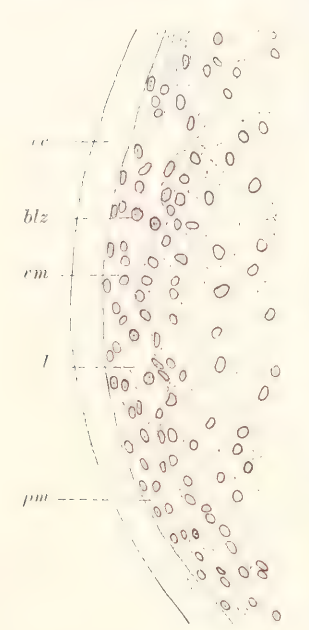


Fig. 754. Dotterlakunennetz eines Embryos von Bufo nach Eintritt der ersten Blutzellen in den Kreislauf. *ec* Ektoderm. *pm—vm* parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts. *blz* Blutzellen. *l* Lakunen.

Bei Anuren ist folglich die Blutzellenbildung vom histogenetischen Standpunkte entschieden eine vorwiegend entodermale gegenüber der vorwiegend mesodermalen bei Urodelen. Will man, um diesen Unterschied zu beseitigen, die Annahme von Schwink gelten lassen, daß es sich bei Anuren um eine verspätete Ablösung von eigentlich mesodermalen Zellen vom Entoderm handelt, so ist nichts dagegen einzuwenden und es mag dieselbe für manchen vielleicht eine gewisse Beruhigung sein.

Die Entwickelung der Aorten und Cardinalvenen.

Die Entwickelung der Aorten beginnt bei Triton im Vorderrumpf des Embryos im Stadium mit etwa 16—17 Urwirbeln. Gleichzeitig werden auch die ersten Gefäßzellen für die Cardinalvenen an der Stelle sichtbar, wo später der Ductus Cuvieri und der angrenzende Abschnitt der Venen zur Anlage kommt.

Aortenzellen sind bei einem Embryo mit 18 Urwirbeln im Bereiche der 5 ersten Urwirbel in Ausbildung begriffen. Das Sklerotom hängt um diese Zeit noch mit der Seitenplatte zusammen und die paarig angeordneten, zu Seiten der Hypochorda liegenden Aortenzellen scheinen manchmal mit demselben zusammenzuhängen, so daß man an eine metamere Entstehung derselben denken könnte.

Ich glaube jedoch nicht zu irren, wenn ich die Aortenzellen, zum größten Teil wenigstens, nicht vom Sklerotom, sondern von der oberen Kante der Seitenplatte ableite. Namentlich zwischen den Urwirbeln wird dieser Zusammenhang deutlich, und auch viele in der Litteratur vorhandene Abbildungen scheinen in diesem Sinne verwertbar. Daß einzelne Zellen vielleicht auch vom Sklerotom beigesteuert werden, halte ich für sehr wohl möglich. Für eine Einsprossung von Gefäßen des Dotters zur Aortenbildung (His) fand ich nicht den geringsten Anhaltspunkt. Die Quergefäße, welche die Aorten mit dem Dottergefäßnetz verbinden, entstehen später.

Bei manchen Embryonen dieses Alters waren auch schon im Vorderkopfe einzelne Zellen des Kopfmesoderms an der Lage der späteren dorsalen Aorten zu sehen; seltener waren hier, wie im Bereiche der ersten 2 Urwirbel mehrere auf dem Schnitt zum Rohr geordnet oder einzeln eingerollt zur Umschließung einer Lichtung.

Die Bildung der Rumpfaorten geht in kaudaler Richtung rasch, aber nicht ganz gleichmäßig vorwärts, denn bei dem letztgeschilderten Embryo mit 27 Urwirbeln ist im Bereiche der ersten 8 Urwirbel die paarige Gefäßanlage durch medianes Zusammenrücken und Verschmelzen stellenweise unpaar geworden. Kaudal davon erscheint sie über 3 Urwirbellängen als paariges geschlossenes Gefäß, dann häufig unterbrochen, endlich nur aus einzelnen Zellen bestehend, die sich kaudal immer mehr von der medianen Ebene seitlich entfernen und hier ihre Herkunft besonders deutlich erkennen lassen.

Die Rumpfaorta tritt, wie erwähnt, sehr bald durch Quergefäße mit dem Dottergefäßnetz in Verbindung. Diese Gefäße sind in ihrer ersten Anlage schon segmental geordnet und die vordersten bei einem Embryo mit 20 Urwirbeln als aneinander gereihte Gefäßzellen und kurze, von der Aorta ausgehende Sprossen zu erkennen. Im letzten Stadium sind dieselben hohle fertige Gefäße und in der Zahl 13 (5.—17. Segment) vorhanden.

Ueber die Bildung der arteriellen Kopfgefäße vermag ich nicht viel zu sagen. Doch so viel, daß die Gefäßzellen, welche sich aus dem lockeren Mesenchym des Kopfes in loco isolieren, zu einem paarigen Längsgefäß zusammentreten, das früher offenen Anschluß durch die Arteria mandibularis an die ventralen Aorten, als an die Rumpfaorten gewinnt.

Das zweite Längsgefäß im Embryo, die Vena cardinalis, beginnt seine Entwickelung, wie gesagt, sehr früh, vielleicht sogar noch vor der Aorta, und auffallenderweise sind es gerade die Zellen für den späteren Ductus Cuvieri, die am kranialen Ende der Vorniere aus der Somatopleura zuerst frei werden. Fast gleichzeitig damit werden die Zellen für die angrenzenden Stücke der vorderen und hinteren Cardinalvenen sichtbar, für die letzteren zunächst aber nur im Vornierenbereich (Fig. 745). Sie stammen aus der Somatopleura. Im Kopfe sind es wie bei der Aortenbildung einzelne Mesenchymzellen, die in loco zur Gefäßbildung zusammentreten.

Die Umwandlung der ersten Anlagen zu hohlen Endothelröhren

erfolgt gleichfalls in der Reihe: Ductus Cuvieri, Vena cardinalis anterior, Vena cardinalis posterior.

Die Gefäßzellen im Bereiche der Vorniere bilden sich zu 2 Längsstämmen, einem dorsalen und ventralen, um, welche durch quere kurze Gefäße zwischen den einzelnen Vornierentrichtern in Verbindung bleiben.

Bisherige Litteratur.

Die Gefäß- und Blutbildung bei Amphibien wurde zum ersten Male von Goette (1875) eingehender untersucht und beschrieben. Die Gefäße entstehen nach Goette unabhängig vom Herzen und zunächst unabhängig von der Blutbildung als Spalten im interstitiellen (mesodermalen) Bildungsgewebe. Die spätere Wandung stammt von diesem und von Blutzellen (Dotterbildungszellen), welche, eingeschwemmt, endlich zu fixen Zellen der Wandung werden.

Auch Morgan (1897) beschreibt die ersten Gefäße als Lakunen im mesodermalen Gewebe, welche von den sie begrenzenden Zellen allmählich eine eigene, selbständige Wandung erhalten.

Rabl (1887) fand bei Salamandra den ersten Aortenbogen vom Endothelsäckchen des Herzens auswachsen und vermutet, daß vielleicht das Endothel aller Gefäße auf die Zellen der ersten Herzanlage in letzter Linie zurückzuführen sei, welche von hier aus durch Sprossung entstünden.

Brachet (1898) sah den kranialen Abschnitt der Dottervenen durch Sprossung von der Herzanlage sich bilden und ist deshalb gegeneigt, die Anschauung Rabl's für sehr wahrscheinlich zu halten.

Auch Schwink (1891) scheint für eine Ausbreitung der Gefäßzellen von einer einzigen primären Bildungsstätte zu sein, wenn er auch diese weiter kaudal auf den Dotter verlegt.

Das Blut entsteht nach Goette auf dem unteren und seitlichen Umfang der Dotterzellenmasse als Blutinseln, indem einzelne von den großen peripherischen Dotterzellen in Haufen kleinerer runder Zellen zerfallen.

Diese Blutzellen treten aus der Dotteroberfläche heraus und wirken nun andererseits auf das sie umgebende mesodermale Gewebe, welches um sie herum netzförmige Schläuche erzeugt. Vor diesem Dottergefäßnetz entstehen aus dem Bildungsgewebe, das die Leberanlage seitlich umgiebt, die Dottervenen, welche den Anschluß des Dottergefäßnetzes an das Herz besorgen, so daß die Blutzellenmasse nun kranialwärts sich vorbewegen kann.

Goette hat also zuerst die selbständige Anlage des Blutes und den späteren Anschluß derselben ans Herz erkannt, was von Schwink in seiner sehr sorgfältigen, ergebnisreichen Arbeit bestätigt und begründet wurde.

Die Blutkörperchen entstehen nach ihm in einer ventral unter dem Dotter gelegenen unpaaren Blutinsel, die sich nach vorne gabelt und seitlich die Leberanlage umgreift. Dieses paarige Stück beginnt dicht hinter dem Entstehungsort der Gefäßzellen. Die Blutinsel liegt in einer grubigen Vertiefung des Dotterentoblasts und wird vom Mesoblast gedeckt.

Bei Anuren ist hier die Entstehung der Blutkörperchen aus dem Entoblast sicher nachzuweisen, was auch Nussbaum (1894) bestätigt.

Schwink spricht aber den Gedanken aus, ob nicht der an die Blutinsel angrenzende Dotterentoblast als Mesoblast aufgefaßt werden könnte, der bei der Bildung des Mesoderms durch Delamination vom Dotter durch cänogenetische Prozesse zurückgeblieben sei.

Er kommt auf diesen Gedanken durch seine Beobachtungen an Urodelen, bei denen er gleichviel Beweise für eine Blutbildung vom Mesoblast wie Entoblast fand, und traut sich deshalb keine Entscheidung zu. Eine Bildung der Blutzellen aus 2 Keimblättern hält er für kaum denkbar.

Entschiedener äußert sich Brachet (1898) für eine rein entodermale Bildung der Blutzellen bei Urodelen. Er hält aus mechanischen Gründen eine mesoblastische Entstehung der Blutinsel für unmöglich, da eine so tiefe Einlagerung der Blutinsel in den Dotter ohne Teilnahme des Dotters an ihrer Bildung nicht zu denken sei.

Brachet ist geneigt, die Endothelzellen, mit welchen sich die Blutinsel allmählich umgiebt, gleichfalls vom Dotter als zweite, neue Serie von Zellen abzuleiten. Brachet legt ferner großes Gewicht auf die anfängliche völlige Trennung der Blutinsel von den davor liegenden Gefäßen. Er setzt Gefäßzellen und Blutzellen in scharfen Gegensatz. Er denkt sich das embryonale Gefäßsystem im Sinne Rabl's vom Herzen aus gebildet und dann erst mit der Blutinsel vereinigt. Auf Grund dieser Beobachtung nimmt Brachet am Schlusse seiner inhaltreichen Arbeit den von Goette erstmals gezogenen Vergleich zwischen der Blutinsel der Amphibien und der Area vasculosa exembryonalis der Reptilien und Vögel wieder auf und sucht ihn weiter zu stützen.

Nach Houssay (1893) entstehen die Blutzellen aus den centralen Zellen der ersten soliden Anlage der Vena subintestinalis, während die peripheren Zellen die Gefäßwand bilden. Die Subintestinalvene wiederum bildet sich aus der Längsvereinigung einzelner segmentaler Vorsprünge des Entoderms.

b) Dipneusten.

Ueber die erste Gefäßbildung fehlen in der Litteratur Angaben. Ich hatte Gelegenheit, einige Embryonen von Ceratodus[1]) zu untersuchen, und fand eine große Uebereinstimmung mit den Bildern, die

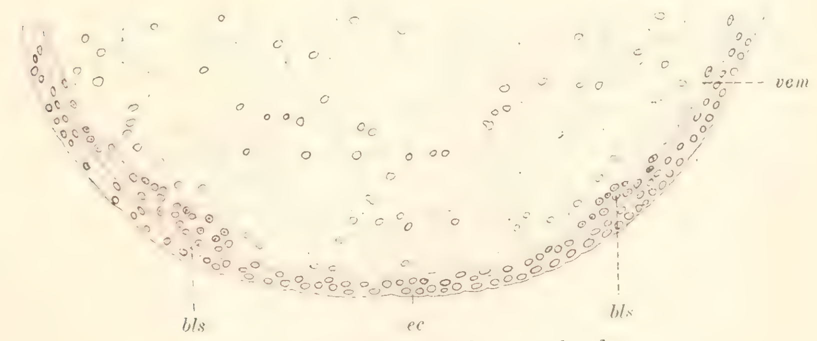


Fig. 755. Erklärung siehe umstehend.

1) Ich verdanke dieselben Herrn Prof. Semon.

aus der Entwickelung von Triton gegeben werden konnten. In einem jungen Stadium, wenn der ventrale Mesoblast noch mit dem Blastoporus zusammenhängt (Fig. 758), erkennt man vor demselben in der ein-

Fig. 756.

vem bls bls ec

Fig. 757.

bls vem ec

Fig. 758.

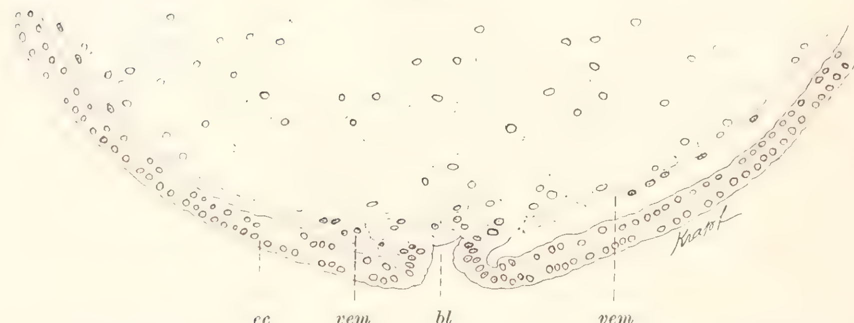


Fig. 755—758. Vier in kaudaler Richtung sich folgende Querschnitte aus einer Serie durch einen Embryo von Ceratodus. *bl* Blastoporus. *ec* Ektoderm. *vem* ventrales Mesoderm. *bls* verdickter zellreicherer unpaarer oder paariger Streif des ventralen Mesoblasts.

heitlichen dünnen Mesoblastanlage denselben medianen verdickten Streifen als erste Anlage des Blutzellenstranges wie bei Triton [1]) (Fig. 757). Ein Unterschied ist darin gegeben, daß derselbe entsprechend der

1) Semon hat in seiner Untersuchung der Keimblätterbildung bei Ceratodus den ventralen Mesoblast außer acht gelassen und nur die Bildung des axialen beschrieben. Ich erwähne deshalb hier die Uebereinstimmung mit Triton.

größten Ausdehnung des Dotters nach vorne zu paarig wird (Fig. 756). Weiter kranialwärts gegen die Leberanlage vereinigen sich die paarigen Streifen wieder, um endlich zu Seiten der Leberanlage dieselbe mit

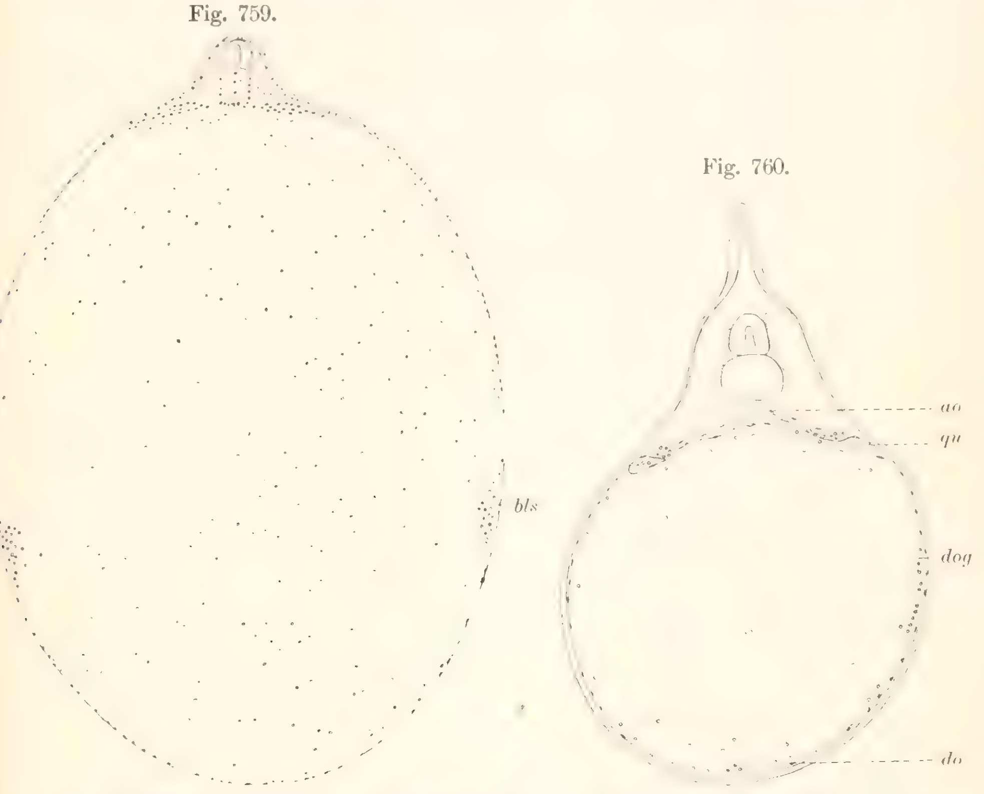


Fig. 759. Querschnitt durch einen Embryo von Salamandra maculosa. *bls* Blutzellenstrang.

Fig. 760. Querschnitt durch einen Embryo von Ceratodus. *dv* Dottervene. *dog* Dottergefäße. *qu* Quergefäß. *ao* Aorta.

zwei kräftig ausgebildeten Randstreifen wie bei Triton zu umfassen (Fig. 755). Dieses Anzeichen einer paarigen Anlage des Blutzellenstranges führt hinüber zu dem Befund bei Salamandra maculosa, wo infolge des großen Dotters die Anschwellung des Mesoblasts bis an den Blastoporus heran rein paarig gebildet wird (Fig. 759).

Es ähnelt also die Entwickelung mehr den Urodelen als den Anuren, da der Mesoblast frühzeitig vom Dotter sich trennt und die Gefäßanlagen zunächst also ein mesodermales Produkt sind. Auf einem Querschnitt durch die Mitte des Dotters eines Embryos, bei dem die Blutzellen eben in Umlauf gebracht sind (Fig. 760), sehen wir die Aorta, die paarigen Quergefäße ins Dottergefäßnetz, dieses selbst zum Teil endothelial geschlossen und endlich eine meist paarige Vena vitellina.

c) Cyclostomen.

Unsere Kenntnis über die Gefäß- und Blutbildung bei Cyclostomen verdanken wir vor allem den Mitteilungen Goette's.

Da aber meine eigenen Untersuchungen bei Amphibien bestimmte neue Gesichtspunkte ergeben hatten, so versuchte ich an dem unvollständigen Petromyzontenmaterial der v. Kupffer'schen Sammlung in diesem Sinne eine Nachprüfung und Ergänzung.

Das Ergebnis wurde selbstverständlich ein sehr lückenhaftes, ist aber in mancher Hinsicht doch einer Mitteilung wert.

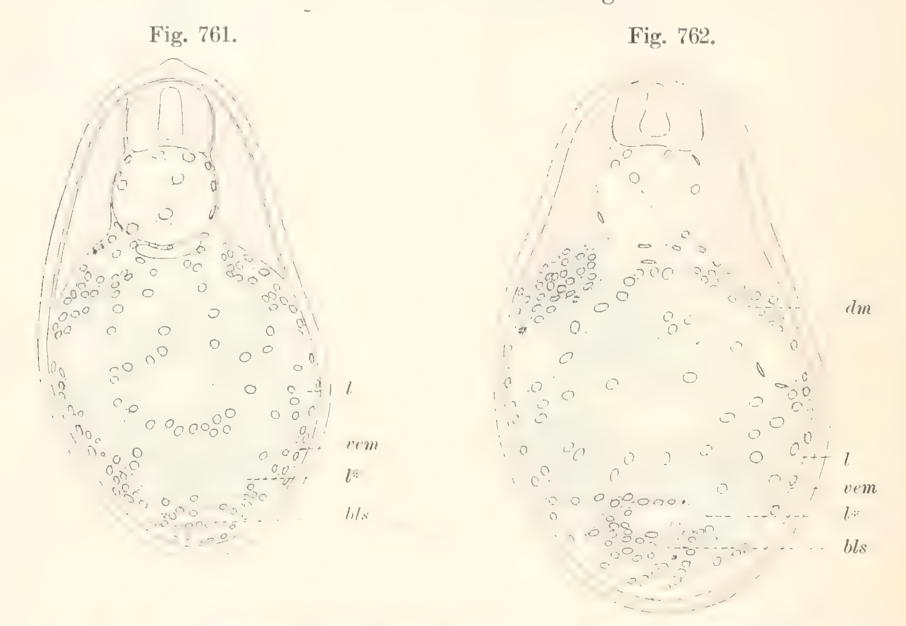


Fig. 761. Querschnitt durch einen Embryo von Petromyzon vom 7. Tage im Bereich der Leberanlage. *l** und *l* Lakunen. *bls* Blutzellenstrang. *vem* ventraler Mesoblast.

Fig. 762. Querschnitt etwas weiter kaudal wie Fig. 761. Dieselbe Bezeichnung. *dm* dorsaler Mesoblastanteil mit dem Leibeshöhlenspalt.

Bei einem Embryo vom 7.—8. Tage ist die Entwickelung von Gefäßen und Blut etwa so weit gediehen wie bei einem Embryo von Triton mit 18—20 Urwirbeln (p. 1065).

Die paarigen kranialen Zipfel des Blutzellenstranges zu Seiten der Leberanlage, wie sie für Triton beschrieben wurden, fehlen hier.

Der Blutzellenstrang beginnt unpaar und zugespitzt unter dem kaudalen Drittel der Leberanlage, um ein wenig weiter kaudal das in Fig. 762 wiedergegebene Bild zu zeigen.

Eine auf dem Querschnitt rundliche Masse von verschieden großen dotterbeladenen Zellen erfüllt eine Halbrinne der ventralen Dotteroberfläche.

Die Zellen haben sehr verschiedene Formen und zeigen das Bestreben, wenn sie einzeln liegen, Kugelform anzunehmen. Nur gegen das Ektoderm hin erkennt man einzelne flache Zellen mit protoplas-

matischen Fortsätzen, welche sich manchmal zu mehreren aneinanderreihen und seitlich sich der einschichtigen Mesoblastlage auf dem Dotter anschließen. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß oberflächliche Zellen des Stranges hier den Mesoblast ventralwärts ergänzen.

Schon auf diesem Schnitte erkennt man eine Auflockerung der früher dicht aneinanderliegenden Zellen des Stranges, und an seinem vorderen Ende findet man die Zellen schon auseinandergerückt und durch plasmaerfüllte Spalten voneinander getrennt (Fig. 764).

Verfolgt man diese Beobachtung weiter, so sieht man außer diesen feineren Spaltlücken auf Fig. 764 und 763, eine paarige, dann auf Fig. 762 eine unpaarige größere Lakune (l^*), die den Eindruck eines

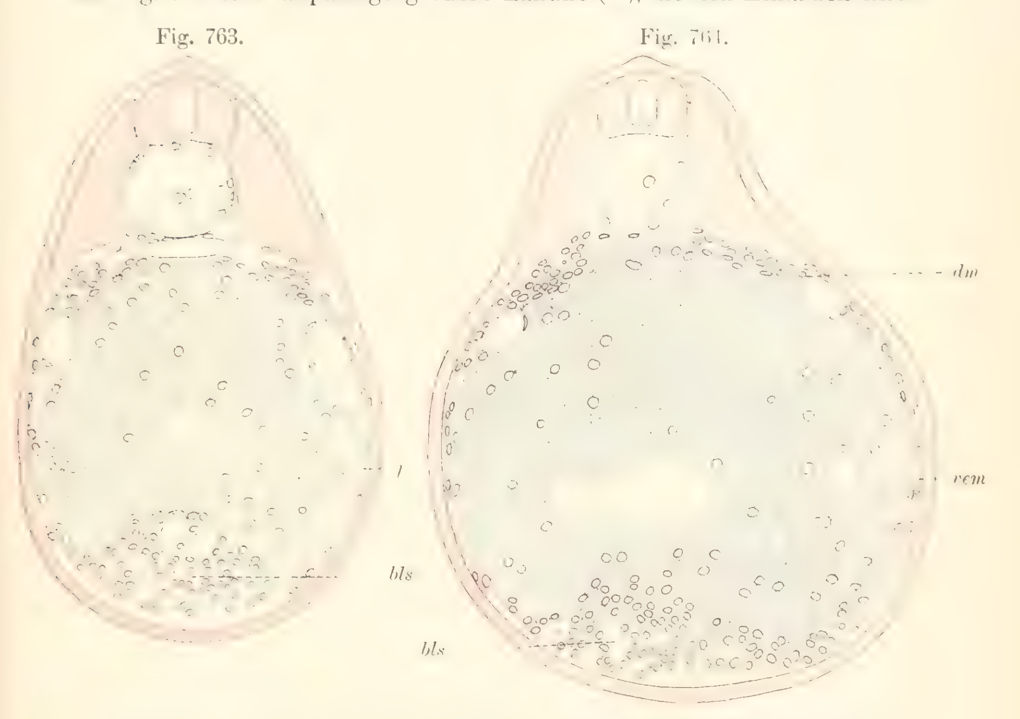


Fig. 763. Querschnitt wieder kaudal von Fig. 762. Dieselbe Bezeichnung.
Fig. 764. Querschnitt kaudal von Fig. 763.

Gefäßes macht, aber nirgends eine geschlossene endotheliale Wand besitzt. Es eröffnet sich diese Lakune regellos in die kleineren Spaltlücken der Blutzellenmasse und steht durch diese wieder in Verbindung mit weiteren, flüssigkeitserfüllten Spalten, die seitlich am Dotter unter dem Mesoblast erkennbar sind und sich den Venen der Stammzone anschließen. Kranialwärts hingegen eröffnet sich die Lakune gleichfalls durch wandungslose Spalten in die paarige kaudale Fortsetzung des Herzrohres.

Wie erwähnt, haben alle diese Spalten oder Lakunen keine eigene geschlossene Wand. Nur hier und da finden sich vereinzelte Zellen, welche als Wandzellen, also als Endothel- oder Gefäßzellen, bezeichnet

werden müssen und an der Umgrenzung der betreffenden Lakunen teilnehmen.

Kaudalwärts verschwindet die größere paarige Lakune im Blutzellenstrang, und es bleiben nur die feineren unregelmäßigen Spalten übrig, welche die Zellen des Stranges isolieren.

Sind auf den Figg. 761 und 762 die Zellen des Stranges noch leidlich vom Dotter abgrenzbar, so treten sie weiter kaudal in immer innigere Beziehung zum Dotter (Fig. 763 764), und die Betrachtung der Bilder rechtfertigt wohl den Schluß, daß hier eine große Zahl von Zellen ihre Verbindung mit dem Dotter löst und sich von ihm abtrennt.

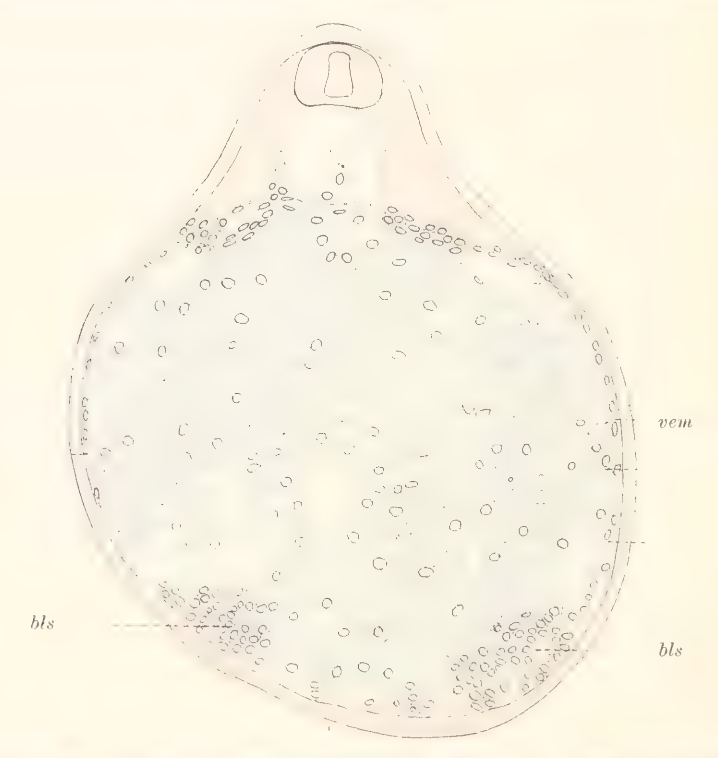


Fig. 765. Querschnitt durch denselben Embryo von Petromyzon, nahe dem größten Querdurchmesser des Dotters gelegen. Bezeichnung wie früher. *vem* ventraler einschichtiger Mesoblastanteil.

Dabei ist zu bemerken, daß die frei werdenden Zellen, solange sie dem Dotter anliegen oder noch zum Teil in demselben stecken, durchaus den eigentlichen tieferen Dotterzellen gleichen.

Verfolgen wir nun die Zellmasse des Stranges nach hinten, so sehen wir zunächst auf Fig. 764, wie dieselbe niedriger, aber breiter wird und sich dann gabelt (Fig. 765).

Die paarigen Stränge werden kaudalwärts immer zellärmer, greifen weniger tief in den Dotter ein und liegen bald als flache Zellbänder an dessen Oberfläche.

Sie rücken am Dotter weiter auseinander und teilen sich oft in mehrere noch dünnere Zellstränge, die vielleicht netzartig zusammenhängen.

Nach dem größten Querdurchmesser des Dotters nehmen auch diese dünneren Stränge noch an Zellenzahl ab, so daß endlich nur einzelne Zellen oder Gruppen von wenigen, oft epithelial angeordneten Elementen zwischen Dotter und Ektoblast sichtbar bleiben.

Es halten auch diese letzten Anlagen dieselbe Lage zur ventralen Kante der seitlichen Mesodermdecke ein, wie weiter kranial der ausgesprochene Blutzellenstrang. Sie rücken also, je weiter kaudal sie liegen, um so weiter dorsal.

Man gewinnt aber auch aus Bildern, wie eines in Fig. 766 wiedergegeben wurde, den überzeugenden Eindruck, daß diese Zellen



Fig. 766. Querschnitt ein wenig weiter kaudal als Fig. 765. Bezeichnung wie früher. *mz* Zelle, die, eben vom Dotter abgegrenzt, sich abflacht zur Ergänzung des ventralen Mesoblastanteiles *vem*. *zg* Zellengruppen im Dotter.

Fig. 767. Querschnitt entsprechend dem größten Querdurchmesser des Dotters eines nur wenig älteren Embryos. *zg* Zellgruppen auf und im Dotter.

und Zellengruppen, wie weiter vorne die Zellen des Stranges, durch Abplattung und flächenhaftes Aneinanderfügen die Mesodermlage am Dotter ventralwärts ergänzen. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß bei einem etwas ältern Embryo die gleichen Zellengruppen sich im Anschluß an die Mesoblastkante finden, während die letztere aber etwas weiter ventral herabreicht (Fig. 767).

Es darf dieser Vorgang wohl als Delamination bezeichnet werden.

Im Bereiche des letzten Drittels des Dotters fand ich seitlich am Dotter, ventral von der Mesoblastkante, nur ganz vereinzelte Zellen, welche entweder unmittelbar an der Dotteroberfläche gelegen oder zum Teil auch schon selbständig unter das Ektoderm getreten sind. Verfolgt man diese Zellen kaudal, so gelangt man an die seitliche Blastoporuslippe, während von der ventralen Lippe zu dieser Zeit keine Zellen ihren Ausgang nehmen und auch auf dem medialen Dotterfeld vor der ventralen Urmundlippe weder eine mesodermale Zellschicht, noch eine besondere Zelllage auf dem Dotter sich findet.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so ergibt sich, daß aus der Oberfläche des Dotters Zellen einzeln oder in Gruppen austreten, sich vermehren und außer der Mesodermlage des Dotters vereinzelte Gefäßzellen und Blutzellen liefern [1]).

1) Ich kann HATTA (1893) nicht beistimmen, wenn er den ventralen Anteil der

Das letztere ist wohl zuzugeben, denn der Blutzellenstrang geht kaudal ohne Unterbrechung ganz allmählich in die erwähnten Zellenstränge und Zellengruppen über, die sich zur Bildung der Mesodermdecke und von Gefäßzellen auflösen.

Es ist noch zu bemerken, daß auch seitlich am Dotter unter der flachen mesoblastischen Decke einzelne flache Zellen aus der Dotteroberfläche frei werden, wie solche auf den Figg. 762 und 765 mit *mz* bezeichnet sind. Sie treten wohl entweder in die Mesoblastschichte ein oder werden zu Gefäßzellen.

Es muß nun die Frage gestellt werden, ob diese vom Dotter frei werdenden Zellen, welche Mesoderm-Gefäß- und Blutzellen liefern, auch zum Entoderm gehören, also direkte Abkömmlinge echter Dotterzellen sind oder aber als Zellen des ventralen Mesoblasts in jüngeren Stadien eine genetische Beziehung zum Urmunde gehabt haben in der Art und Weise, wie dies für Amphibien besprochen wurde.

Zur Beantwortung kann die Angabe von Hatta benutzt werden, daß bei Petromyzonembryonen thatsächlich eine Mesoblastbildung rings von den Urmundlippen ausgeht, wie bei Amphibien, also ein ventraler Mesoblast gebildet wird (Fig. 768 u. 731).

Der ventrale Mesoblast trennt sich aber sehr bald wieder vom Urmund ab; seine Zellen weichen auseinander und sind versprengt, einzeln, zwischen Ektoderm und Dotter zu sehen.

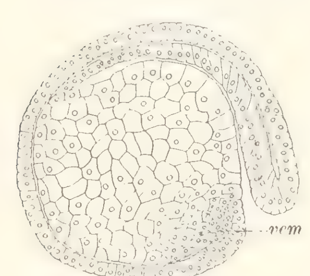


Fig. 768. Abbildung nach Hatta (1893). Sagittaler Medianschnitt durch ein spätes Gastrulationsstadium von Petromyzon. *vem* ventraler Mesoblast.

Dieselben schließen sich erst später wieder zu jenem Abschnitt des Mesoblasts zusammen, der ventral vom Blastoporus seine Lage hat.

Danach wären also bei Petromyzon jene ersten Vorgänge bei der Mesodermbildung, welche für die folgende Blutbildung maßgebend sind, fast übereinstimmend mit jenen bei Amphibien.

Gerade durch diese Uebereinstimmung erscheinen die Angaben Hatta's zutreffend zu sein.

Ich möchte hier aber auf folgendes aufmerksam machen:

Bei einem Embryo vom 5. Tage ist noch kein Blutzellenstrang zu sehen, auch nicht in der Gegend dicht hinter der Leberanlage, wo er später am stärksten ausgebildet wird.

Der Mesoblast deckt seitlich den Dotter in dieser Region noch kaum zur Hälfte.

Kaudalwärts steigt er dorsal an; läßt also noch einen größeren Teil des Dotters frei.

Mesoblastlage auf dem Dotter durch langsames selbständiges Herabwachsen des (axialen) Mesoblasts sich ausschließlich bilden läßt. Hatta hat wohl ventral von der Mesoblastkante die in Fig. 766 abgebildeten Zellen und Zellgruppen gesehen; er hält sie aber für Produkte des Mesoblasts. Ich glaube, daß eher die Angabe von Scott (1882) die richtige ist, nach welcher eine oberflächliche Zellschicht des Entoderms durch Delamination zum Mesoderm werden soll, obwohl es nicht eine geschlossene Zellschicht wie bei Amphibien (Brachet) ist, sondern es vielmehr einzelne Zellen und Zellgruppen sind, die vom Dotter frei werden.

Zeitlich erfolgt diese Mesodermbildung jedenfalls später als bei Amphibien, denn in diesem späten Stadium ist noch die ganze kaudale Hälfte des Dotters nur teilweise vom Mesoderm bedeckt.

Im Anschluß an die ventrale Mesodermkante finden sich vereinzelte, dotterbeladene, abgeflachte Zellen unter dem Ektoblast, welche genau das Bild geben, das in Fig. 766 dargestellt ist. Ferner erkennt man oberflächliche Dotterzellen, die sich besser abgrenzen und manchmal aus der Dottermasse herausheben.

Diese Zellen sind nur vorne am Dotter fast bis zur Medianebene herab zu finden, und hier, unter der Leberanlage, mögen einige dichter liegende und besser umschriebene Dotterzellen, welche aber meist nicht einmal bis an die Dotteroberfläche vorgedrungen sind, als erste nachweisbare Anlage des Blutzellenstranges gelten.

Im ganzen übrigen Dotterbereich ist ein kaudal sich verbreiterndes medianes Feld bis an die ventrale Blastoporuslippe von solchen Zellen frei.

Es ist folglich weder zu dieser Entwickelungszeit noch in späteren Stadien vor dem Urmund (After) ein ventrales Mesoblastfeld vorhanden, und es könnte die Angabe Hatta's nur für ein jüngeres Stadium Geltung haben. Daß aber zwischen dem Stadium, welches der Figur Hatta's (s. Fig. 768) entspricht, und dem von mir untersuchten eine ventrale Mesoblastlage gebildet und wieder aufgelöst wurde, ist doch sehr unwahrscheinlich.

Ich finde deshalb die Angabe von Hatta, daß sich die Zellen aus der ventralen Urmundlippe zu einer vor dem Blastoporus gelegenen Mesodermschicht schließen, nicht völlig sichergestellt, um so weniger, als Hatta es versäumt hat, diese Angabe durch eine Figur zu belegen.

Es könnten die Zellen des ventralen Mesoblasts aber auch jene sein, die sich seitlich vom Dotter ablösen. Dieselben müßten dann, nachdem sie aus dem ventralen Mesoblast selbständig geworden sind, Anschluß an den Dotter gefunden haben und in denselben zum Teil tief eingedrungen sein. Sie müßten ferner an Größe zugenommen und alle Charaktere echter Dotterzellen angenommen haben, so daß eine Unterscheidung beider unmöglich ist.

Gegen diese Deutung spricht aber wieder der Befund, daß diese Zellen seitlich immer weiter dorsal hinaufrücken und die Fortsetzung dieser Richtungslinie an die seitlichen Urmundlippen, nicht an die ventrale führt.

Es ist ferner auch kaum zu begreifen, warum die Zellen des ventralen Mesoblasts nur seitlich, nicht ventral am Dotter sich ansammeln sollten.

Ebenso unerklärlich bleibt die Thatsache, warum bei Petromyzon der Blutzellenstrang so spät entsteht, wenn so frühzeitig ventrales Mesoderm gebildet wird.

Ergeben sich also einerseits bei Cyclostomen gewichtige Bedenken, gegen die Annahme eines ventralen Mesoblasts im Sinne der Amphibien, so spricht andererseits die Abbildung Hatta's, für sich betrachtet und nach den Bildern bei Amphibienembryonen beurteilt, wohl zu Gunsten seiner Auffassung einer Mesoblastbildung rings um den Blastoporus.

Vergleicht man aber den von Hatta abgebildeten Schnitt durch die ventrale Urmundlippe mit jenen, die er von demselben Embryo durch die seitliche Lippe wiedergiebt, so meine ich, braucht man sein ventrales Mesoderm nicht unbedingt als solches aufzufassen, denn es ist um diese Zeit vom Entoderm nicht abgegrenzt, was der Autor selbst zugiebt.

Nur eine genaueste Verfolgung des weiteren Schicksals dieser

Zellen könnte also zur Annahme eines ventralen Mesoblasts schon in diesem Stadium berechtigen.

Nun ist aber, wie erwähnt, die kurze Mitteilung Hatta's über diesen wichtigen Punkt nicht zutreffend, und es ist deshalb wohl verzeihlich, wenn ich auch die Existenz eines ventralen Mesoblasts bei Petromyzon für noch nicht völlig bewiesen ansehe.

Von den früheren Autoren vor Hatta hat niemand von einem ventralen Urmundmesoblast etwas gesehen.

Nach Hatta hat hingegen Eycleshymer (1895) die Angaben desselben bestätigt. Doch geschieht dies in Bezug auf den ventralen Mesoblast nur in der Weise, daß der Autor die Worte Hatta's wiederholt und dessen Abbildung reproduziert.

Es wird daher diese Bestätigung nicht schwer ins Gewicht fallen.

Nach alledem komme ich folglich zu der Ansicht, daß jene Anschauung zur Zeit mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat, nach welcher die einschichtige dünne Mesoblastlage auf dem Dotter, ferner die Gefäß- und Blutzellen vom Entoderm stammen und durch Delamination sich vom Dotter abspalten.

Ich will dabei aber keineswegs eine genetische Beziehung dieses Zellmaterials zur seitlichen Urmundlippe leugnen, wie ich sie auch für die ventrale Lippe bei Amphibien angenommen habe.

Erbringt eine neue Untersuchung den Beweis für die Existenz eines ventralen Mesoblasts, so wird meine ganze Diskussion dieser Frage hinfällig — bestätigt sie das Fehlen desselben, dann ist der Blutzellenstrang der Cyclostomen jenem der Amphibien nicht völlig gleichwertig.

Denkt man daran, daß bei Amphioxus mit dem Dotter ein ventraler Mesoblastanteil (in meinem Sinne) sowie ein Blutzellenstrang fehlt, so könnte man annehmen, daß der ventrale Mesoblastanteil bei Cyclostomen mit der Erwerbung des Dotters auf diesem in enger Beziehung zum dorsalen Anteil, als Fortsetzung desselben durch Delamination vom Dotterentoderm entstanden sei, während zum rascheren Ablauf des Prozesses eine allmählich sich steigernde neue Quelle in der seitlichen, später (Selachier, Amphibien) ventralen Urmundlippe sich aufthat. Dieser ventrale Mesoblast wird die Quelle für das Blut und die Dottergefäße.

Ueber die weitere Entwickelung von Gefäßen und Blut habe ich nur wenig mehr hinzuzufügen.

Ein Schnitt durch das vordere Ende des Blutstranges zu der Zeit, bevor die ersten Blutzellen in den Kreislauf gelangen (Fig. 769), zeigt die jetzt fast durchweg rundlichen Zellen des früheren Stranges in einem weiten, mit Plasma erfüllten Kanal des Dotters, welcher ventralwärts vom Ektoderm abgeschlossen wird.

Dieser Kanal ist als mediane lakunäre Dottervene (*ldv*) zu bezeichnen.

Einzelne flachere Zellen unter dem Ektoderm ergänzen auch hier die seitliche Mesoblastlage.

Dieser Kanal gabelt sich kaudalwärts (Fig. 770) und besitzt auch jetzt noch keine eigene endotheliale Wand.

Ebensowenig auch die plasmaerfüllten Spalten an der seitlichen Dotteroberfläche, welche mit ihm im Zusammenhang stehen.

Kaudal der Fig. 770 treffen wir allmählich und in derselben Reihenfolge alle Bilder wieder, die in Fig. 765—767 wiedergegeben wurden.

Ich meine, auch das spricht vielleicht zu Gunsten der oben vertretenen Anschauung.

Ein Querschnitt entsprechend dem größten Durchmesser des Dotters durch einen Embryo desselben Stadiums, welcher aber weiter

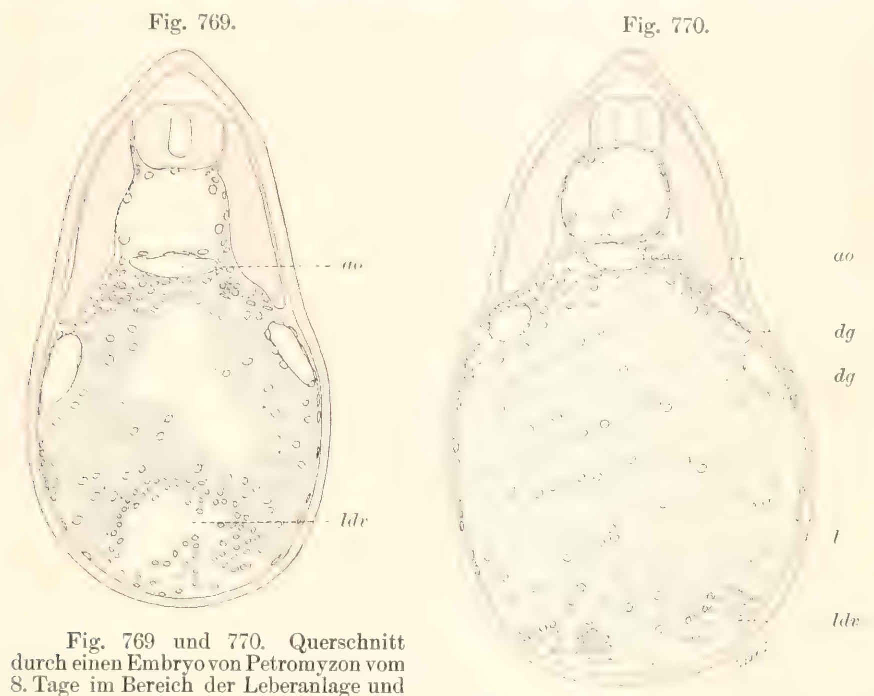


Fig. 769 und 770. Querschnitt durch einen Embryo von Petromyzon vom 8. Tage im Bereich der Leberanlage und weiter kaudal. *ao* Aorta. *ldv* lakunäre Dottervene. *dg* Dottergefäße. *l* Lakunen.

entwickelt war (Fig. 771), zeigt die in dieser Region früher mit dem Dotter zusammenhängenden Zellhaufen selbständig geworden. Was aus ihnen wird, ist aber ohne genaue topographische Marken nicht zu sagen, mit anderen Worten: Es ist nicht möglich, das kaudale Ende der Blutzellen liefernden Materialien anzugeben. Nur die Abschätzung der Masse nach erlaubt vielleicht einen Schluß, ob aus den Zellhaufen bloß Mesodermzellen und Gefäßzellen oder auch Blutzellen werden.

Gefäßzellen insofern, als wir später sowohl im Bereiche der großen ventralen Lakune, sowie in den seitlichen Spaltlücken vereinzelte flache Endothelzellen eine lückenhafte Wandauskleidung bilden sehen.

Keinesfalls erreicht die Blutzellenbildung um diese Zeit und ebensowenig später den Blastoporus (After).

Bemerkenswert ist ferner, daß auch die späteren Stadien aus den zelligen Anlagen keine geschlossenen Gefäße werden. Das ist gegenüber den Amphibien sicher ein primitiver Zustand.

Noch auffallender aber ist die Beobachtung, daß aus dem beschriebenen ersten lakunären Netz am Dotter (ventrale Lakune und seitliche Spaltlücken) überhaupt kein dauerndes Gefäßsystem sich entwickelt, dasselbe vielmehr nach einiger Zeit wieder mit der raschen Verkleinerung des Dotters verschwindet, nachdem die Blutzellen in die übrigen echten Körpergefäße abgeschwemmt sind [1]).

1) Ueber die Morphologie und den Vergleich der ersten Gefäßbahnen wird demnächst berichtet werden.

Zusammenfassung.

Durch diese lückenhafte Untersuchung einiger Entwickelungsstadien von Petromyzon sind wir doch zu dem Resultat gelangt, daß die Gefäß- und Blutbildung bei Cyclostomen in einfacherer Weise sich abspielt als bei Amphibien. Es kommt das vor allem darin zum Ausdruck, daß bei Cyclostomen die Aufgabe, Gefäße auf dem Dotter



Fig. 771. Querschnitt in der Ebene des größten Dotterquerdurchmessers. Embryo von Petromyzon vom 8. Tage, aber etwas weiter entwickelt als jener der Fig. 770.

abzugrenzen, fast ausschließlich noch der dünnen einschichtigen Mesoblastlage selbst zufällt, da nur stellenweise vereinzelte Gefäßzellen auf dem Dotter sichtbar werden.

Hier ist ein Anschluß an die Befunde bei wirbellosen Tieren möglich.

Andererseits sondert sich schon frühzeitig eine bestimmte Zellgruppe mit dem Mesoblast vom Entoderm, deren Elemente durch ihre weitere andauernde Beziehung zum Dotter zu reifen Blutzellen werden.

Bei Amphibien hingegen wird auch die gefäßbildende Funktion

des Mesoblastes eigenen selbständigen Zellen, den Gefäßzellen, übertragen, welche aus dem gleichen, anfänglich indifferenten Zellmaterial wie die Blutzellen abstammen.

Die Entstehung der Blutzellen ist aber abhängig von der Art und Weise der Mesodermbildung, so daß der alte Streit, ob das Blut aus dem Mesoderm oder dem Entoderm sich bildet, gar nicht generell für die Wirbeltiere entschieden werden kann.

Sehr wahrscheinlich ist es nur geworden, daß die Blutzellenmasse bei Cyclostomen aus dem Dotter stammt und damit wäre dann die entodermale Anlage des Blutes als die phylogenetisch älteste zu bezeichnen.

Nach den Befunden bei Wirbellosen muß man aber als einfachstes Zirkulationssystem ein lakunäres, mit zellenfreiem, flüssigem Inhalt annehmen, und so steht dann noch die Entscheidung aus, ob bei Cranioten phylogenetisch das Blutzellenmaterial vor der Ausbildung eines endothelialen Röhrensystems entstanden ist oder sein frühes Auftreten im Embryo eine cänogenetische Verschiebung bedeutet.

Litteratur.

Nach Goette (1890) bilden sich das Blut oder, besser gesagt, die ersten Blutzellen am Boden des Mitteldarmes erst zu einer Zeit, wenn das Herz angelegt ist und der Embryo 3—4 Kiementaschen besitzt. Es zerfallen hier die oberflächlichsten Dotterzellen durch fortgesetzte Teilung in kleinere kugelige Elemente, und so sammelt sich eine ventral gelegene Blutzellenmasse an, welche durch Umscheidung von seiten des visceralen Mesodermblattes eine endotheliale Wand erhält und so zum Gefäß, Vena subintestinalis, umgewandelt wird.

Die entodermale Abkunft der Blutzellen bei Petromyzonten ist auch von Wheeler (1899) bestätigt worden, welcher von den Blutzellen aber auch alle Gefäßendothelzellen ableitet. Das Gefäß- wie auch das Herzendothel wird nach Wheeler durch wandernde amöboide Blutzellen hergestellt, welche die zuerst wandungslosen Strombahnen auskleiden. Nur die spätere bindegewebige und muskulöse Hülle des Gefäße allein stammt aus dem Mesoderm.

Wie weit diese Anschauung Wheeler's von der hier vertretenen sich entfernt, braucht nicht besonders klargelegt zu werden.

Die Entstehung des Blutes und der außerembryonalen Gefäße in den meroblastischen Eiern.

I. Selachier.

Von **Rückert.**

Die Entstehung des Blutes und der Gefäße auf dem Dotter der Selachier wurde zuerst bei Torpedo ocellata von Swaen (1885), Rückert (1887) und Ziegler (1891b) bearbeitet. Es folgten sodann Untersuchungen von C. K. Hoffmann (1893) bei Acanthias, von Van der Stricht (1896) und His (1900) bei einigen Squaliden und Torpedo und von Emmert (1900) bei Torpedo marmorata.

A. Rajiden.

Der folgenden Beschreibung habe ich durchweg eigene erneute Beobachtungen bei Torpedo oc. zu Grunde gelegt, da mir meine früheren, vor nunmehr 17 Jahren publizierten Untersuchungen der Vervollständigung und in einigen Punkten auch der Revision bedürftig erschienen.

Ein Teil der auf dem Dotter auftretenden Gefäßanlagen — und zwar die zuerst entstehenden — bildet außer der endothelialen Gefäßwand zugleich Blutzellen. Diese blutliefernden Gefäßkeime werden von den neueren Autoren vielfach schon von ihrem ersten Auftreten an als „Blutinseln" bezeichnet, ein Ausdruck, den wir im folgenden beibehalten werden, wenn er auch historisch (vergl. Abschnitt IV) nicht ganz gerechtfertigt ist. Ein anderer Teil der peripheren Gefäßanlagen wandelt sich in blutleere d. h. nur mit Plasma gefüllte Endothelröhren um, welche ihren zelligen Inhalt erst später mit Beginn der Cirkulation von den bluthaltigen Gefäßen aus zugeführt erhalten. Wenn diese beiderlei Gefäßanlagen auch, wie wir sehen werden, ihrer Abkunft und Entstehungsweise nach als zusammengehörig angesehen werden müssen und durch Zwischenstufen verbunden sind, sollen sie doch im Interesse der Darstellung gesondert behandelt werden.

1) Entstehung der bluthaltigen Gefäße.

Die Blutinseln treten bei Torpedo in einem Entwickelungsstadium auf, in welchem die Abgrenzung der 2 ersten Urwirbelpaare beginnt. Da sie anfänglich nicht bei Oberflächenbetrachtung der Keimscheibe sondern nur auf Schnitten wahrnehmbar sind, mag ihre topographische Anordnung, zugleich mit derjenigen des mittleren Keimblattes, an dem Rekonstruktionsbilde einer in Querschnitte zerlegten Torpedokeimscheibe dieser Altersstufe erläutert werden.

Aus einer solchen Abbildung (Fig. 772) ist ersichtlich, daß der Mesoblast bei Torpedo einen ringförmigen Streifen bildet, welcher dem gesamten Rand der Keimscheibe entlang verläuft (*pm*) und nur hinten an der Randkerbe offen ist. An dieser Stelle biegt das Keimblatt jederseits nach vorn in die axiale Anlage des Embryos ab, um innerhalb derselben als paariger Streifen (*am*) an der Dorsalwand des Darmes noch ein Stück weit nach vorn sich zu erstrecken. Wenn man diesen Mesoblast rein topographisch d. h. ohne Rücksichtnahme auf sein späteres Schicksal in Unterabteilungen zerlegen will, so liegt

es nahe, an ihm erstens einen peripheren (*pm*), am Rand der Keimscheibe gelegenen und hier entspringenden und zweitens einen axialen (*am*), aus der dorsalen Darmwand hervorgehenden Abschnitt zu unterscheiden (RÜCKERT 1887 = peristomaler und gastraler Mesoblast nach RABL 1892).

Der periphere Mesoblast ist am größeren vorderen Umfang der Keimscheibe schmal, nach hinten zu wird er breiter, indem er tiefer vom Rand aus in das Innere des Blastoderms eindringt. Hierbei begegnet er dem axialen Mesoblast, der seinerseits lateral über den Embryo hinausrückt, und vereinigt sich mit ihm an der mit ✝ bezeichneten Stelle, welche näher am Embryo als am Seitenrand des Blastoderms gelegen ist. Von da ab nach hinten lassen sich die beiden Mesoblastabschnitte vorerst nicht scharf unterscheiden, sondern bilden zusammen einen

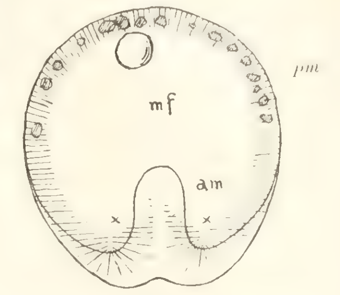


Fig. 772. Graphische Rekonstruktion einer Torpedokeimscheibe. Stadium: beginnende Abgrenzung der 2 ersten Urwirbelpaare. Halbschematisch. *pm* peripherer Mesoblast. *am* axialer Mesoblast. ✝ die Grenze beider. *mf* mesoblastfreie Zone.

gemeinschaftlichen bis zum hinteren Blastodermrand vorhandenen breiten Streifen, von dem sich nur ganz allgemein angeben läßt, daß er in seinem medialen Bezirk aus axialem Mesoblast besteht, wie das in Fig. 772 durch die Schraffierung ausgedrückt ist. Wir können ihn das hintere Mesoblastfeld nennen, zur Unterscheidung von dem davor gelegenen schmalen Randstreifen des vorderen Keimscheibenumfanges, dem vorderen Mesoblastfeld. Das von dem Mesoblastring umschlossene zunächst noch weite centrale Feld des extraembryonalen Blastoderms ist die mesoblastfreie Zone (*mf*). In diese schiebt sich der Kopf des Embryos von hinten herein und verleiht ihr dadurch die Form eines Kartenherzens.

Die Blutinseln treten ausschließlich im Bereich des peripheren Mesoblast, also nahe am Rande der Keimscheibe auf als eine diesem Rande entlang verlaufende Reihe runder oder länglicher Verdickungen. Sie sind meist vollständig voneinander getrennt, nur wenige werden durch schmale Substanzbrücken unter sich verbunden. Am Blastoderm unserer Fig. 772 nimmt die Blutinselkette nur die vordere Hälfte des Mesoblastringes ein, aber an anderen, nur sehr wenig älteren Keimscheiben reicht sie schon bis zu der Stelle ✝ nach rückwärts, indem sie daselbst vom Rande aus gegen den Embryo zu einbiegt entsprechend dem tieferen Eindringen des peripheren Mesoblast daselbst.

Fig. 778, das Oberflächenbild einer im übrigen erheblich älteren Keimscheibe als Fig. 772, läßt dies Verhalten erkennen. Es geht hieraus hervor, daß die hinteren Inseln der Kette, wenn auch nur um ein Geringes, so doch später auftreten als die vor ihnen gelegenen.

Betrachten wir nun den Mesoblast und die ersten Blutinseln auf Schnitten. Der Querschnitt der Fig. 774 geht zwischen zwei Blutinseln der Keimscheibe Fig. 772 hindurch und zeigt das Verhalten einer durch die Blutinselbildung nicht alterierten Stelle des Mesoblast am vorderen Keimscheibenumfange. Man

sieht, daß dieses Blatt (*pm*) auf dem Schnitt einen keilförmigen Zipfel darstellt, der vom Rande der Keimscheibe in das Innere derselben vordringt, um daselbst alsbald zugespitzt zu enden. Es enthält

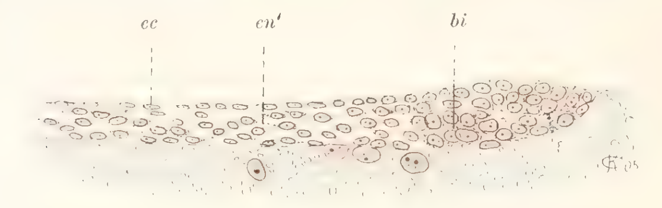


Fig. 773. Querschnitt durch das vordere Drittel des Keimscheibenrandes von Torpedo, aus einem Stadium, das ein wenig jünger als Fig. 772. *ec* Ektoblast. *en'* Dotterentoblast vor Abspaltung des Mesoblast. *bi* erste Anlage einer Blutinsel.

Fig. 774.

Fig. 775.

Fig. 776.

Fig. 774—776. Querschnitte wie Fig. 773 von der Keimscheibe der Fig. 772. *ec* Ektoblast. *pm* peripherer Mesoblast. *bi* Blutinsel. *en* Dotterentoblast nach Abspaltung des Mesoblast. *en'* Dotterentoblast, von welchem kein Mesoblast sich abgespalten hat. *m* Merocytenkerne.

mit Ausläufern versehene, vorwiegend spindelförmige Zellen. Diese liegen am verdickten Randteil des Keils, wo sie mehrere Schichten bilden, ziemlich dicht aneinander, ohne jedoch ein epitheliales Blatt herzustellen und setzen sich in den daselbst gleichfalls erhöhten aus Cylinderzellen bestehenden Randabschnitt des einschichtigen Ektoblast

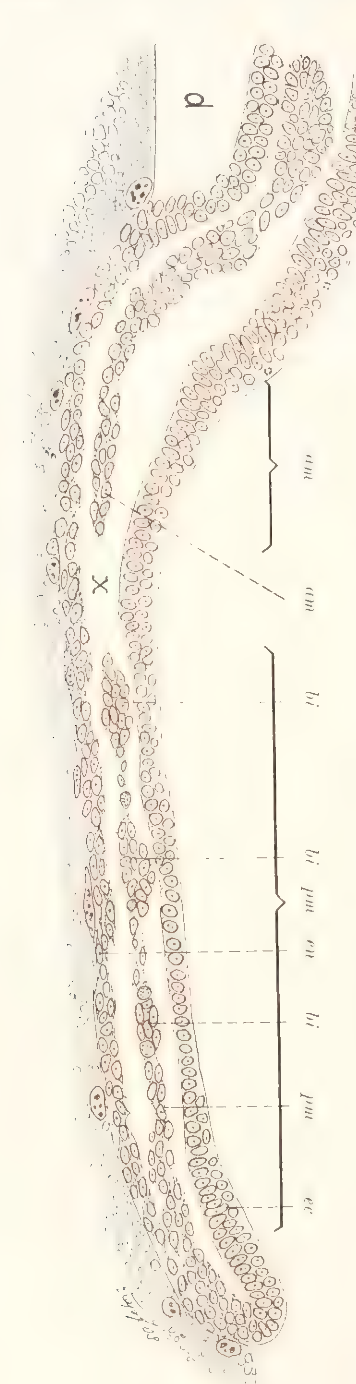
fort (*ec*), in der Weise, daß man an einem Austritt derselben aus diesem Keimblatt nicht zweifeln kann. Gegen seinen Innenrand zu lockert sich der Mesoblastzipfel mesenchymatös auf.

Beachtenswert ist, daß der periphere Mesoblast von dem unter ihm befindlichen, der Dotteroberfläche anhaftenden, meist einschichtigen Dotterentoblast (*en*) im vorliegenden Stadium durchaus noch nicht vollständig getrennt erscheint, wie dies später der Fall ist. Dies Verhalten erklärt sich aus der eigentümlichen Entstehung des peripheren Mesoblast in der vorderen Keimscheibenhälfte. Im Bereiche der letzteren dringt nämlich das mittlere Blatt nicht frei zwischen den beiden Grenzblättern in das Innere des Blastoderms vor, wie am Hinterrand der Keimscheibe, sondern spaltet sich zugleich vom unterliegenden Dotterentoblast ab. Es geht dies aus der Vergleichung mit einem etwas jüngeren Stadium hervor, in welchem am vorderen Keimscheibenrand noch kein Mesoblast existiert. Hier (Fig. 773) ist an dessen Stelle ein mehrschichtiger Dotterentoblast vorhanden. Derselbe ist, umgekehrt als der Entoblast von Fig. 774, am Rande etwas dicker als weiter innen, denn er enthält das Material für den Mesoblast sowohl wie für den späteren einschichtigen Dotterentoblast des Randes und könnte daher zur Unterscheidung von letzteren als primärer Entoblast des Randes bezeichnet werden. Von dieser Schicht trennt sich alsbald der Mesoblast ab und läßt dabei auf dem Dotter den definitiven Entoblast des Randes zurück (*en* Fig. 774—776). Der letztere erstreckt sich dann selbstverständlich genau so weit einwärts wie der Mesoblastzipfel, um sich von da an nach innen in einen mehrschichtigen Dotterentoblast (*en'*) fortzusetzen, von welchem kein Mesoblast mehr abgespalten wird. Diese Delamination ist im Stadium der Fig. 772, wenn die Blutinselkette schon angelegt ist, fast, aber doch noch nicht vollständig, beendet. So läßt sich namentlich der locker gebaute Innenrand des Mesoblastzipfels von dem angrenzenden mehrschichtigen und ebenfalls mesenchymatösen Dotterentoblast (*en'* in Fig. 774—776) an vielen Schnitten noch nicht scharf abgrenzen.

Diese von mir schon früher (Rückert 1887) beschriebene Entstehung des peripheren Mesoblast am vorderen Keimscheibenumfang steht zu der auf p. 787 dieses Bandes dargestellten Mesoblastbildung des hinteren Keimscheibenumfanges nicht in so schroffem Gegensatz, als man auf den ersten Blick meinen möchte. Der Unterschied besteht im Grunde nur darin, daß der Entoblastabschnitt des Randes, aus welchem Mesoblast hervorgeht, hinten (Fig. 361 und 362) als Dach der Urmundspalte frei über den Dotter hinwegragt (Gastrulaentoblast) während er vorne demselben flach aufruht und mit ihm verbunden ist (Dotterentoblast). Im übrigen setzt sich in beiden Fällen der Ektoblast durch Umbiegen direkt in das betreffende Entoblaststück und damit auch in den Mesoblast fort.

Gehen wir nun zu Querschnitten über, welche durch die Blutinseln der Keimscheibe von Fig. 772 geführt sind (Fig. 775), so zeigt sich, daß diese Gebilde innerhalb des peripheren Mesoblast liegen, indem sie Anschwellungen desselben bilden. Von dem umgebenden Mesoblast unterscheiden sie sich durch den Besitz etwas größerer, weniger abgeflachter, meist rundlicher Kerne und durch den etwas stärkeren Dottergehalt, die auffallend innige Aneinanderlagerung und sehr undeutliche Abgrenzung der Zellenleiber. In-

folge des letzteren Umstandes zeigen die jungen Inseln ein syncytiumartiges Aussehen. Ihr Verhalten zum übrigen Mesoblast ist ein wechselndes. Solange sie noch klein sind, werden sie meist von einer Mesoblastschicht überzogen (Fig. 773), mit ihrem Wachstum aber verdrängen sie diese vorübergehend in größerem (Fig. 776) oder geringerem Umfang (Fig. 775). Mit ihrer unteren Zirkumferenz reichen sie meist bis an den Dotterentoblast, zuweilen bis an den Dotter selbst heran (Fig. 776) und können diesem so innig anliegen (Fig. 776), daß eine Abgrenzung schwierig wird.



So verhalten sich die zuerst auftretenden Blutinseln der vorderen Keimscheibenhälfte. Die etwas später erscheinenden kaudalen Anlagen der Blutinselkette, die gegen den Embryo zu einbiegen bis zu der Stelle † des Blastoderms, sind auf dem Querschnitt der Fig. 777 getroffen und liegen hier zu dreien nebeneinander. Sie unterscheiden sich von den vorderen dadurch, daß sie innerhalb eines Mesoblastes entstehen, der *frei* zwischen den primären Keimblättern in das Keimscheiben innere vorgedrungen ist und nur an seinem peripheren Rande mit Dotterentoblast in Verbindung steht. Diese Inseln sind etwas kleiner als die übrigen und hängen auf 1—2 Schnitten unter sich zusammen. Sie sind offenbar aus einer gemeinsamen Anlage hervorgegangen, die wie die übrigen Blutinseln vom Rande aus sich entwickelt, aber infolge der stärkeren Ausbreitung des zugehörigen Mesoblastabschnittes sich in nebeneinander liegende Unterabteilungen gegliedert hat.

Was die *Abstammung der Blutinseln* anlangt, so liegt ein Teil derselben von Anfang an, d. h. von dem Zeitpunkt ab, in welchem sie von den

Fig. 777. Querschnitt durch das hintere Drittel einer Torpedokeimscheibe. Stadium: etwas älter als Fig. 772, die 2 ersten Urwirbelpaare noch nicht vollständig abgegrenzt. *ec* Ektoblast. *pm* peripherer Mesoblast. *am* axialer Mesoblast. † Grenze zwischen beiden. *bi* Blutinseln. *en* Dotterentoblast. *d* Darmrohr.

umgebenden Zellen unterscheidbar werden, innerhalb eines selbständigen, vom Entoblast abgegrenzten Mesoblastes (z. B. *bi* Fig. 777). Solche Inseln wird man unbedenklich vom Mesoblast ableiten. Andere, frühzeitig am Vorderrand auftretende Blutinseln hingegen sind, wie wir gesehen haben, schon vorhanden, bevor der sie umschließende Mesoblast sich vollständig delaminiert hat (Stadium der Fig. 772), und stehen daher in Konnex mit dem Dotterentoblast (Fig 775, 776). Ja man findet sogar in einem noch jüngeren Stadium, in welchem eine Abspaltung des vorderen Mesoblast überhaupt noch nicht eingetreten ist (Fig. 773) eine Anzahl wenn auch noch kleiner so doch schon deutlich erkennbarer Blutanlagen im primären Dotterentoblast des Randes liegen. Derartige Inseln müßte man folgerichtig als Entoblastabkömmlinge bezeichnen.

So käme man dazu, den jungen Blutinseln bald eine meso- bald eine entoblastische Herkunft zuzuschreiben, je nachdem die sie umgebende Zellenschicht zu der Zeit, in welcher sie als Gefäßanlagen erkennbar werden, zufällig schon vom Entoblast sich delaminiert hat oder nicht. Man sieht hieraus, wie wenig Wert der viel diskutierten Frage, ob der Meso- oder der Entoblast die Blutanlagen der Selachier liefert, zukommt. Es ist im Grunde nur Sache des Uebereinkommens welchen Namen man der betreffenden Zellenschicht geben will. Entscheidet man sich zu Lehrzwecken für eines der beiden Blätter so wird man dem mittleren den Vorzug geben dürfen, weil ein Teil der Inseln im selbständigen Mesoblast auftritt und die übrigen in einer Schicht die bald darauf zum Mesoblast wird.

Es könnte hiernach scheinen, als ob die Anhänger sowohl der meso- als der entoblastischen Herkunft der Selachierblutinseln ihre Ansichten mit gutem Rechte vertreten hätten. Das ist aber deshalb nicht der Fall, weil weder die einen noch die anderen auf die entscheidenden jungen Stadien, die hier zu Grunde gelegt wurden, zurückgegriffen haben. Sie gehen vielmehr von älteren Stadien aus, in welchen die Blutinseln durchweg im abgetrennten Mesoblast liegen oder von noch älteren, in welchen diese Anlagen sich sekundär dem Entoblast wieder angelagert haben und entscheiden sich hiernach für das eine oder das andere Keimblatt (s. unten Litteratur.)

Von Bedeutung ist dagegen die weitere Frage, aus welcher Quelle die blutinselbildende Schicht, sie mag primärer Randentoblast oder peripherer Mesoblast heißen, ihr Zellenmaterial bezieht. Ich glaube, daß für ihre Genese nicht allein eine Einwucherung vom verdickten Rande des Ektoblast in Betracht kommt, sondern zugleich — und zwar speciell für die tieferen Zellen — Elemente, die von Anfang an unterhalb des Ektoblast gelegen waren, nämlich: Zellen des gefurchten Keimes, die bei der Bildung des äußeren Blattes unter dessen Rand zurückgeblieben sind und sich dann durch eine Art Nachfurchung von den Merocytenkernen aus ergänzt haben mögen. Es ist das im Prinzip die gleiche Art der Mesoblastbildung wie am Hinterrand im Bereich des Cölomrinne wo das mittlere Blatt auch nicht ausschließlich von den sich umschlagenden Zellen des äußeren gebildet wird, sondern für seine tiefere Schicht einen Zuwachs vom inneren Blatt aus erhält. Da sich nun die Derivate dieser beiderlei Mesoblastquellen mengen, ist es unmöglich zu sagen, aus welcher derselben die Blutinseln hervorgehen.

Jedenfalls aber müssen hierfür vorerst die tieferen Furchungszellen und die Merocytenkerne mit in Betracht gezogen werden um so mehr, als die Blutanlagen eher der tieferen als der oberflächlichen Schicht des Mesoblastes angehören, eine Sachlage, die wir hier nur konstatieren, um später auf sie zurückzukommen. Inzwischen wenden wir uns der weiteren Entwickelung der Blutinseln zu.

Das Stadium von 6 Urwirbeln, zu dem wir nun übergehen (Fig. 778—781), zeigt den Streifen des peripheren Mesoblast zu einem geschlossenen ein- bis zweireihigen Zellenblatt ausgezogen (Fig. 780), das mit seiner Ursprungsstelle, dem Keimscheibenrande, nur noch durch den dünnen Fortsatz einer Zelle im Zusammen-

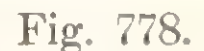

Fig. 778.



Fig. 779.

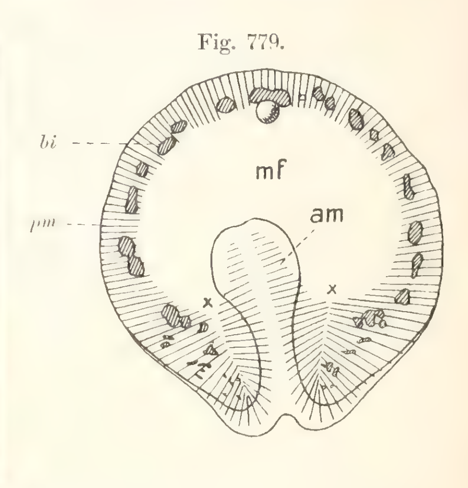


Fig. 778. Keimscheibe von Torpedo oc. mit 6 Urwirbelpaaren. Die Blutinseln und der runde Blastodermknopf als Prominenzen.

Fig. 779. Dieselbe Keimscheibe wie in Fig. 778 nach einer Querschnittsserie rekonstruiert. Halbschematisch. Bezeichnungen wie in Fig. 772. Hinter der vordersten Blutinsel der rundliche Blastodermknopf.

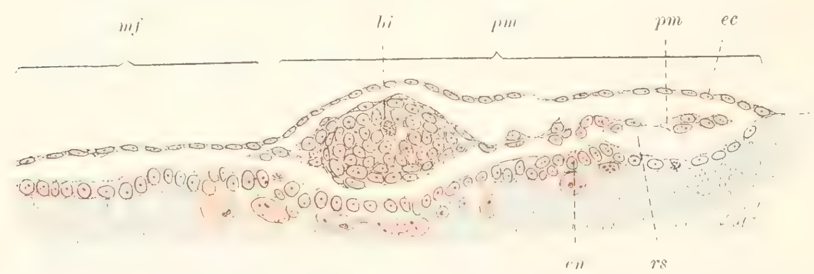


Fig. 780. Querschnitt aus dem vorderen Drittel der Keimscheibe der Fig. 778 u. 779. *ec* Ektoblast. *pm* peripherer Mesoblast. *bi* Blutinsel. *rs* Randsinusanlage (Randgrube). *en* Dotterentoblast. *mf* mesoblastfreie Zone.

hang steht und vielfach vollständig von ihm abgelöst erscheint. Ebenso ist der Mesoblast mit dem Dotterentoblast, der jetzt eine epithelartige Lage bildet, nur mehr an wenig Stellen durch einzelne Zellen

verbunden. Die Blutinseln sind etwas vom Keimscheibenrande abgerückt oder vielmehr sie sind bei der inzwischen erfolgten Ausbreitung des Blastoderms auf dem Dotter an ihrer ursprünglichen Stätte zurückgelassen worden (ZIEGLER). Infolge lebhafter mitotischer Teilung ihrer Zellen sind sie zu biconvexen Anschwellungen des Mesoblast herangewachsen, wölben daher die Oberfläche des Blastoderms hervor und senken den Dotterentoblast zu flachen Gruben ein.

Fig. 781 ein Querschnitt, welcher der Lage nach dem der Fig. 777 des vorigen Stadiums entspricht, zeigt die kaudalen zur Stelle † einbiegenden Inseln, die sich entsprechend ihrer etwas späteren Entstehung jugendlicher erhalten haben als die vorderen. Hinter ihnen hat, sich wie aus dem Rekonstruktionsbilde der Fig. 779 zu ersehen, das breite kaudale Mesoblastfeld durch Auswachsen des Hinterrandes nach rückwärts beträchtlich verlängert. In demselben sind kleinere solide Gefäßanlagen aufgetreten, die an Größe gegen den Hinterrand zu sehr erheblich abnehmen. Die vorderen unter ihnen darf man, da sie noch Blutzellen liefern, als kleine Blutinseln bezeichnen. Die hintersten kleinsten aber, die dicht vor dem Hinterrand entstehen, sind schon Anlagen blutleerer Gefäße. Wie die großen Blutinseln, so sind auch diese kleineren und damit sämtliche Blutanlagen an das Verbreitungsgebiet des peripheren Mesoblast gebunden (Fig. 779). Auf Querschnitten läßt sich nämlich jetzt der letztere weit über die Stelle † hinaus nach hinten vom axialen Mesoblast unterscheiden, wenn auch nicht so scharf linear abgrenzen wie in der halbschematischen Figur. Er ist dünner, lockerer und unregelmäßiger gebaut als der axiale, dessen Zellen sich schon zur Bildung der Leibeshöhle epithelartig zu ordnen beginnen.

Nachdem das Auftreten der Blutinseln geschildert ist, soll die Umwandlung dieser Gefäßanlagen in bluthaltige Endothelröhren an der Hand einiger älterer Entwicke-

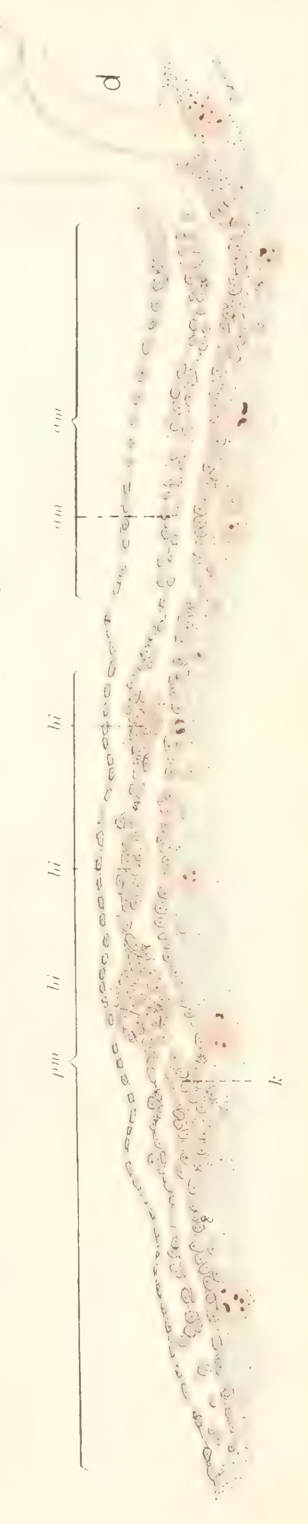


Fig. 781. Querschnitt durch die Grenze des hinteren Drittels der Keimscheibe der Figg. 778 und 779. *am* axialer Mesoblast. *pm* peripherer Mesoblast. *bi* Blutinseln. *k* Knospe des Dotterentoblasts. *d* Darmrohr.

lungsstadien verfolgt werden. Histiogenetisch vollzieht sich dieser Vorgang bei Torpedo in der gleichen Weise, wie er schon vor langer Zeit beim Hühnchen ermittelt worden ist: oberflächliche Zellen der Inseln bilden die Endothelwand des Rohres, während die Masse der centralen Zellen sich in rote Blutkörper umwandelt. Die Entstehung der Wandschicht ist aber nicht ganz leicht zu eruieren, weil gleichzeitig mit ihr und unter ganz ähnlichen Erscheinungen noch ein anderer Prozeß an der Oberfläche der Blutinsel abläuft, nämlich die Herstellung einer selbständigen Mesoblastschicht über der Insel.

Der letztere Vorgang, der zuerst dargestellt werden muß, geht in folgender Weise vor sich. Wie wir oben gesehen haben, wird die an der oberen Fläche der jungen Blutinsel ursprünglich vorhandene unveränderte Mesoblastschicht (Fig. 773) mit der Ausdehnung der Gefäßanlage bis auf einzelne Zellen verdrängt (Fig. 775 u. 776). Diese



Fig. 782. Keimscheibe von Torpedo oc. mit 17 Urwirbeln und 2 unfertigen Visceraltaschen.

Ueberreste sind durch den Druck des wachsenden Gefäßzellenhaufens abgeflacht und in innigste Verbindung mit ihm gebracht. Allmählich ergänzt sich dieser unvollständige Ueberzug wieder zu einem kontinuierlichen, mit dem übrigen Mesoblast zusammenhängenden, Zellenblatt (Fig. 780), das sich über die obere und ein Stück weit auch über die untere Fläche der biconvexen Insel ausdehnt. So wird diese Anlage im größeren Teil ihres Umfanges von einer Mesoblastkappe gedeckt, die ihr, besonders an ihrer oberen Konvexität, zunächst fest

anhaftet. Die Inseln machen daher nach wie vor den Eindruck von Bestandteilen des Mesoblast, in den sie von unten her eingeschoben erscheinen. Dieser Zustand geht alsdann in einen anderen über: der mesodermale Ueberzug löst sich allmählich von seiner Unterlage ab, womit die Kontinuität des peripheren Mesoblast als eines selbständigen Blattes wiederhergestellt wird und die Blutinseln aus demselben ausgeschaltet werden (Fig. 783 u. 784). Das über der Insel entstehende Mesoblaststück bleibt oberhalb derselben zunächst ungespalten, aber an ihrem seitlichen Umfang bildet es schon frühzeitig durch partielle Spaltung kleine Cölomlücken (*c* in Fig. 784), die ersten Spuren einer Leibeshöhle in der Gefäßzone.

Bei den kleineren hinteren Inseln kann die Kontinuität des Mesoblastüberzuges von vornherein erhalten bleiben.

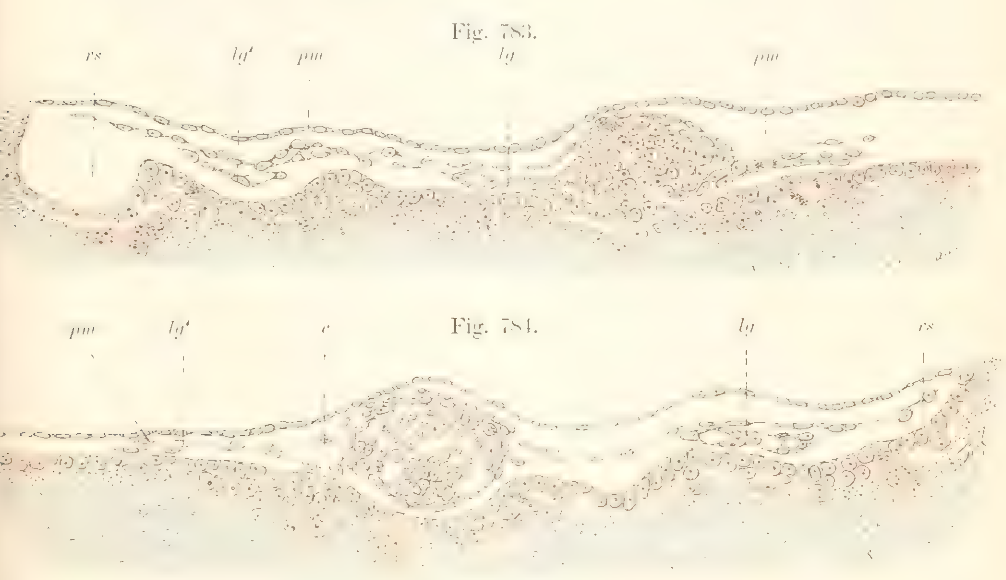


Fig. 783 u. 784. Zwei Querschnitte durch das vordere Mesoblastfeld der Keimscheibe der Fig. 782. Fig. 783 durch das vordere Drittel der Keimscheibe, Fig. 784 etwas hinter der Mitte der Keimscheibe. *pm* peripherer Mesoblast. *c* Cölomlücke neben der Blutinsel. *lg* und *lg'* Anlagen leerer Gefäße. *rs* Randsinusanlage (Randgruben).

Unmittelbar unter dem in Ausbildung begriffenen Mesoblastüberzug treten an der Oberfläche der Insel schon frühzeitig (Fig. 780) weitere flache Zellen auf, die sich unter zunehmender Abplattung zu einer kontinuierlichen Schicht, der Endothelwand der Gefäßanlage, zusammenschließen (Fig. 783 u. 784). Diese Elemente sind nicht immer leicht von den dicht anliegenden Mesoblastzellen zu unterscheiden, stammen aber nicht von ihnen, sondern von den rundlichen Inselzellen ab, wie sich aus ihrer allmählich erfolgenden Formveränderung erkennen läßt.

Wenn die Wandbildung schon vorgeschritten ist, beginnen die Blutinseln sich zu höhlen (Fig. 783 u. 784). Es erscheinen mit Flüssigkeit, dem ersten Blutplasma, gefüllte Lücken sowohl im Innern des Blutzellenhaufens, woselbst sie einzelne Zellen und Zellen-

gruppen auseinanderdrängen, als an der Oberfläche desselben, indem sie daselbst die neugebildete Endothelwand abheben. Bei der Auflockerung der Inseln treten die bisher undeutlichen Konturen der Blutzellen (p. 1093) scharf zu Tage (Fig. 784). Die Mehrzahl der Zellen erscheint rundlich, ein kleiner Teil länglich, birn- und spindelförmig. Der Zellenleib ist, offenbar infolge der rasch aufeinander erfolgten Teilungen, im Verhältnis zum Kern klein und überragt den letzteren, der exzentrisch in ihm liegt, oft nur als schmaler Saum. Diese Jugendformen der roten Blutzellen wandeln sich während der späteren hier nicht mehr berücksichtigten Embryonalentwickelung unter langsamer relativer Größenzunahme des Zellenleibes in runde und sodann elliptische Scheiben um, deren kleiner Kern allmählich eine

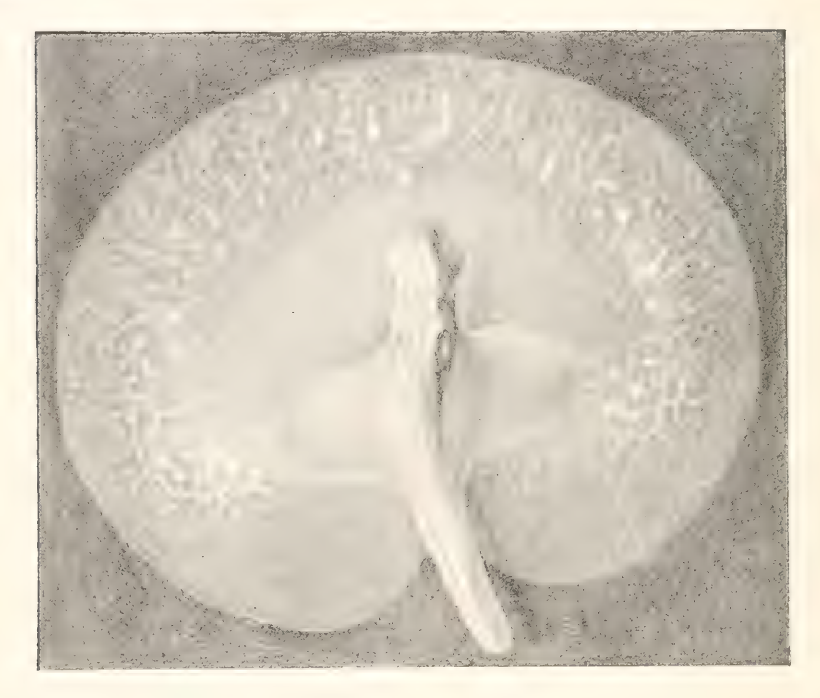


Fig. 785. Keimscheibe von Torpedo oc. mit 33 Urwirbeln und 4 uneröffneten Visceraltaschen (die zweite beginnt durchzubrechen).

centrale Lage erlangt. So erreichen sie die bekannte definitive Form der Erythrocyten der Selachier.

In der langen bisher beschriebenen Entwickelungszeit (Fig. 772, 778, 782) hat die äußere Form der Blutinseln, abgesehen von einer mäßigen Längenzunahme (Fig. 782), keine wesentliche Veränderung erfahren. Erst im Stadium von 4 noch uneröffneten Visceraltaschen (Fig. 785) werden im Oberflächenbild erhebliche Umgestaltungen dieser Gefäßanlagen wahrnehmbar. Sie bestehen darin, daß die bisher getrennten und nur mit unbedeutenden Fortsätzen versehenen Prominenzen der Inseln innerhalb der inzwischen wiederum verbreiterten Mesoblastzone (Gefäßzone) sich abflachen und unter Bildung stärkerer Ausläufer sich zu einem zusammenhängen-

den Netz ausziehen, das, bei auffallendem Licht betrachtet, an das Relief eines Kettengebirges erinnert. In den Gipfeln desselben erkennt man noch häufig die ursprünglichen abgerundeten Inseln der jungen Stadien wieder. Bei durchfallendem Licht (Fig. 786) tritt das Netz der Blutinseln (dunkel) noch schärfer hervor und läßt sich in das inzwischen entstandene Netz der leeren Endothelröhren (hell in Fig. 786) hinein verfolgen.

Auf Schnitten aus diesem Stadium zeigt sich (Fig. 787), daß die Spaltung des peripheren Mesoblast weitere Fortschritte gemacht hat. Es sind jetzt zwischen den Gefäßen durchweg Leibeshöhlenlücken vorhanden und ebenso über einem Teil der Gefäße selbst, namentlich



Fig. 786. Keimscheibe aus dem Stadium der Fig. 785 bei durchfallendem Licht nach Abpinselung des Dotters von ihrer Unterfläche.

der kleineren. Ueber einem anderen Teil derselben, insbesondere den größeren, ist dagegen die Leibeshöhlenbildung noch im Rückstand.

Was die Gefäße selbst anlangt, so stehen jetzt die hohl gewordenen Blutinseln (*bi*), die sich inzwischen tiefer in den Dotter eingesenkt haben, mit den anstoßenden, blutleer angelegten Endothelröhren (*lg*) in offener Verbindung. Infolge dieses Umstandes und unter dem Einfluß der inzwischen erwachten Herzthätigkeit sind die frei gewordenen Blutzellen in die leeren Gefäße des Dotters und von da auch in die embryonalen Gefäße gelangt. Indes vollzieht sich die Abschwemmung dieser Zellen langsam, infolgedessen sich die ehemaligen Blutinseln noch jetzt von den blutleer angelegten Gefäßen durch ihren größeren Gehalt an Blutzellen unterscheiden lassen.

Daß die Blutzellen an ihrer Ursprungsstätte angehäuft bleiben, obwohl sie doch vollständig von einander abgetrennt erscheinen, erklärt sich zum Teil durch die Un-

vollkommenheit der ersten Cirkulation. Es scheint aber auch, daß sie die Neigung haben, an einander zu haften, als ob sie durch einen Klebstoff in Verbindung gehalten würden. Dafür spricht die weitere Beobachtung, daß sie in den vollständig gehöhlten Blutinseln sowohl wie in den leer angelegten Gefäßen, in die sie eingeschwemmt worden sind, häufig in Gruppen vereint liegen.

Das zuletzt geschilderte Verhalten des Oberflächenbildes besteht nur kurze Zeit. Schon bei Embryonen mit 4 Visceraltaschen, deren zweite eröffnet ist (Fig. 788), haben sich die Blutzellenhaufen vollständig aufgelöst, und ist das verflüssigte Blut durch den Kreislauf in das gesamte außerembryonale und embryonale Gefäßnetz verteilt worden. Es sind daher die ehedem bluthaltig angelegten Gefäße im Flächenbild nicht mehr als Hervorragungen wahrnehmbar, sondern sie erscheinen im Gegenteil, da sie aus durchsichtigen, in den Dotter eingegrabenen Endothelröhren bestehen, als Rinnen, ebenso wie die übrigen, blutleer angelegten, Dottergefäße, von denen sie sich jetzt in keiner Weise mehr unterscheiden lassen. Dagegen treten jetzt die von diesem einheitlichen Gefäßnetz umflossenen Felder des Blastoderms als flache Erhabenheiten (hell in Fig. 788) hervor. Diese entsprechen den beim Hühnchen schon seit langer Zeit unter dem Namen der „Substanzinseln" bekannten Gebilden. Mit diesem Stadium, in welchem der Dotterkreislauf hergestellt ist, schließen wir die Entstehungsgeschichte der Blutinseln ab.

Der Vorgang der Höhlung setzt an den einzelnen Blutinseln einer Keimscheibe nicht gleichzeitig ein und läuft an ihnen verschieden rasch ab. So ist namentlich an den kleinsten hinteren Blutinseln die Lumenbildung gewöhnlich frühzeitiger vollendet als an den großen des Vorderseitenrandes, obwohl erstere ihrer Entstehung nach jünger sind als letztere.

Auch die ganzen Keimscheiben verhalten sich in Bezug auf den zeitlichen Ablauf des Vorgangs ungleich. Ich fand z. B. bei einem Embryo mit 4 Visceraltaschen, von denen die zweite schon im Durchbruch begriffen ist und Blutzellen bereits im Embryo vorhanden sind, noch eine Anzahl völlig solider Blutinseln, während diese bei einem anderen, viel jüngeren Embryo, mit 2 Visceraltaschen, schon durchweg mehr oder minder stark gehöhlt sind. Diese Unterschiede bringen es mit sich, daß die oben geschilderte Umwandlung der Blutinseln in Hohlgefäße in verschiedener Form an der Oberfläche zum Ausdruck kommt: Entweder die Inseln breiten sich in noch solidem Zustande aus, dann entstehen Oberflächenbilder wie in Fig. 785. Oder sie sind schon gehöhlt zu einer Zeit, in der sie noch die ur-

Fig. 787. Querschnitt durch die Gefäßzone der Fig. 785. *rs* Randsinus. *lg* blutleer angelegte Gefäße. *bi* bluthaltig angelegtes Gefäß. *c* Cölomlücken.

sprünglichen abgerundeten Prominenzen der Fig. 782 bilden. In diesem Fall wird die Abflachung in der Weise vor sich gehen, daß der bereits verflüssigte Inhalt einfach in die leeren Nachbargefäße abfließt, sobald der Weg dahin frei ist. Es wird dann das Bild der Fig. 782 direkt, ohne die Zwischenstufe von Fig. 785, in dasjenige der Fig. 788 sich umwandeln.

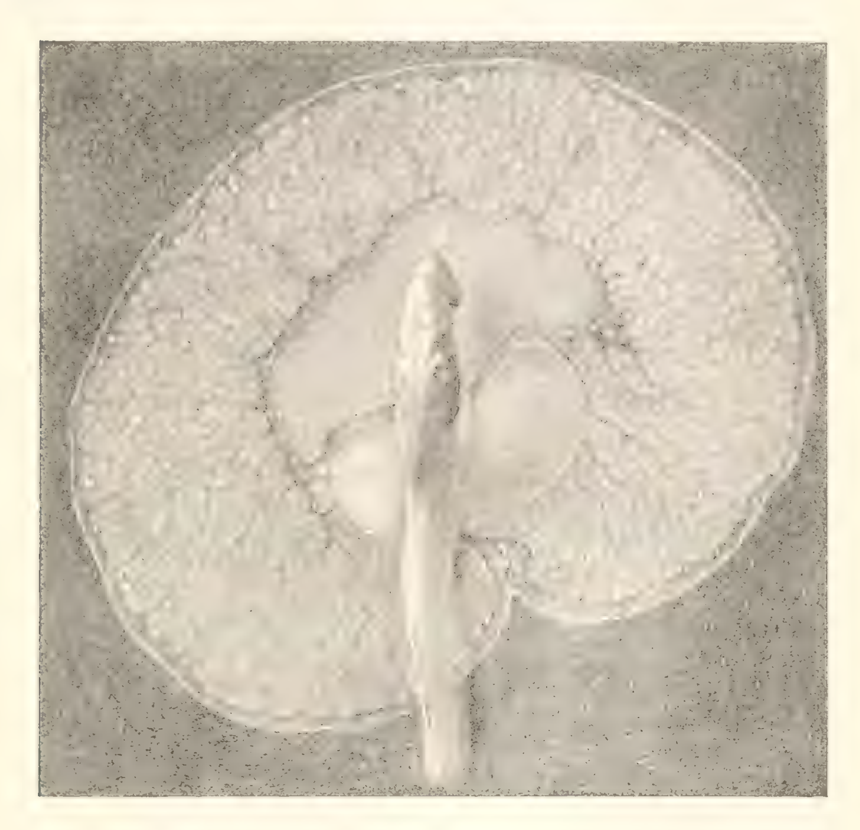


Fig. 788. Keimscheibe von Torp. oc. mit 41 Urwirbeln und 4 Visceraltaschen (die zweite offen, die dritte beginnt durchzubrechen).

2) Die blutleer sich anlegenden Dottergefäße.

Die blutleeren Dottergefäße von Torpedo legen sich solide an wie die Blutinseln in Form von ein- bis mehrschichtigen Zellengruppen, die teils rundliche kleine Häufchen (Fig. 789), teils in die Länge sich ausziehende Stränge (Fig. 783) bilden. Die ersteren ähneln den (kleineren) Blutinseln, insofern ihre rundlichen, eckigen und in kurze Fortsätze auslaufenden Zellen sehr eng aneinander geschlossen sind, ein Merkmal, welches überhaupt die Gefäßzellengruppen von zufälligen Zellenansammlungen des Mesoblast noch am leichtesten unterscheiden läßt. Die kleineren unter ihnen enthalten nur ein bis zwei (Fig. 789), die größeren zwei bis drei (Fig. 790 b) und vielleicht hie und da noch mehr Zellenreihen über einander und bilden in diesem Fall Uebergänge zu den Blutinseln. Sie sind alsdann von diesen überhaupt nicht zu unterscheiden, denn man kann es solchen Anlagen unmöglich ansehen, ob sie ein blutleeres (in diesem Fall weites) Endothelrohr

oder außerdem noch einige Blutzellen produzieren werden. Die strangartigen Zellengruppen dagegen haben im allgemeinen flachere Elemente und sind dünner, zweireihig (Fig. 783 u. 784 *lg*) oder sehr oft nur einreihig (Fig. 783 u. 784 *lg'*). Die flach ausgezogenen Gefäßzellen entsprechen vorgerückteren Entwickelungsstufen; sie sind Uebergangsformen zu den stark abgeplatteten definitiven Endothelien.

Ein Teil der Anlagen leerer Gefäße befindet sich im Mesoblast. Sie unterbrechen dabei dieses Blatt vollständig oder liegen nur zwischen dessen tieferen Zellen, wobei es oft genau so aussieht, als ob sie sich von unten in dasselbe einkeilen und dessen Gefüge aus einander sprengen würden (Fig. 789). Solche Zellengruppen werden wie die Blutinseln später wieder aus dem Mesoblast eliminiert. Die übrigen trifft man von vornherein unterhalb dieses Blattes, entweder ihm anhaftend oder frei zwischen ihm und dem Entoblast, an.



Fig. 789. Schnitt aus der Gefäßzone von Torpedo. *lg* solide Anlage eines leeren Gefäßes. *ec* Ektoblast. *pm* peripherer Mesoblast. *en* Dotterentoblast.

Die topographische Verbreitung der leeren Gefäßanlagen hält sich wie diejenige der Blutinseln streng an das Gebiet des Mesoblast. Und zwar nehmen sie im Gegensatz zu den Blutanlagen die ganze Breite der extraembryonalen Mesoblastzone ein, die somit auch als Gefäßzone bezeichnet werden darf. Aus dem Gebiet des peripheren greifen sie auch auf denjenigen Abschnitt des axialen Mesoblast über, der seitlich auf den Dotter hinausgewachsen ist, so daß lediglich die mesodermlose Zone von ihnen unberührt bleibt.

In diesem Verbreitungsgebiet verteilen sie sich regionär in 3 Gruppen, die zugleich in Bezug auf die Entstehungsweise der Anlagen Unterschiede aufweisen:

1) Leere Gefäßanlagen, die im Bereiche der großen Blutinseln gelegen sind und somit den vorderen und seitlichen Abschnitt der Mesoblastzone einnehmen. Die leeren Gefäße dieser vorderen Gruppe sind in Fig. 786 als helle Züge sichtbar.

2) Solche, die hinter der Blutinselregion das kaudale Mesoblastfeld erfüllen. Hintere Gruppe. In Fig. 786 zum Teil als kleine dunkle Flecken kenntlich.

3) Solche, die im Bereiche des auf dem Dotter gelegenen, blasig erweiterten Leibeshöhlenabschnittes (*c* in Fig. 792), also unter axialem Mesoblast aufgetreten sind. Mediale Gruppe. Die aus ihnen hervorgegangenen Gefäßzüge sind zum Teil in Fig. 793 zu sehen.

ad 3) Die letzteren Anlagen treten, abgesehen von einem am vorderen Rand der Leibeshöhle zum Herzen verlaufenden großen Gefäßstamm (*vv* in Fig. 792), später auf als die übrigen und gehen aus spärlichen Gefäßzellen hervor, die in dem sehr engen Spaltraum zwischen dem Dotterentoblast und dem an ihn angepreßten Boden der Leibeshöhle (Splanchnopleura) eingezwängt liegen. Ob diese feinen Gefäßzellenzüge, die in Fig. 786 nicht sichtbar sind, lokal am Boden der Leibeshöhle sich bilden oder von der Peripherie in diese Region sich vorschieben, dürfte schwer zu eruieren sein.

ad 2) Das hintere Mesoblastfeld enthält außer feinen Gefäßzellenzügen, die überall in der Mesoblastzone auftreten, jene p. 1097 geschilderten zellenreicheren Anlagen, die den großen typischen Blutinseln des vorderen und seitlichen Keimscheibenrandes nahestehen. Wie in Bezug auf ihre Struktur und ihr Volumen, so reihen sie sich auch durch ihr örtliches und zeitliches Auftreten an die Blutinseln an, in der Weise, daß die Uebergangsformen zu diesen unmittelbar hinter und zeitlich nach den kaudalen (schon etwas kleineren und zuletzt entstehenden) Inseln erscheinen. An sie schließen sich dann wiederum kleinere Gefäßzellengruppen allmählich in kaudaler Richtung an (Fig. 779). Für viele dieser Anlagen läßt sich auch ein den Blutinseln entsprechender Entstehungsort nachweisen: nämlich der Mesoblast des hinteren Keimscheibenrandes.

Während am hinteren Umfang des Blastoderms an Stelle des dicken Urmundrandes sich ein flacher Umwachsungsrand in latero-medianer Richtung gegen den Embryo zu ausbildet (Fig. 778 u. 782), lösen sich in gleicher Richtung fortschreitend solche Gefäßanlagen vom Mesoblast des Randes los bis zu der kaudalen Abschnürungsstelle des Embryos vom Blastoderm.

So darf man diese soliden Gefäßanlagen des hinteren Mesoblastfeldes in jeder Hinsicht, nämlich in Bezug auf ihr örtliches und zeitliches Auftreten, ihre Struktur und Entstehungsweise, als eine kaudale Fortsetzung der Blutinselkette betrachten, eine wichtige Thatsache, auf die ich wiederholt (beim Randsinus und bei der Vergleichung der Blutanlagen der Selachier mit denen der Amphibien) zurückzukommen habe.

Die hintere Gruppe der leeren Gefäßanlagen setzt sich schon frühzeitig durch quere Züge mit den Gefäßanlagen des Rumpfes in Verbindung.

ad 1) Die vordere Gruppe der leeren Gefäßanlagen liegt zu beiden Seiten der Blutinselkette, sowohl an deren peripherem wie an deren innerem Rand, was schon H. VIRCHOW richtig erkannt hat (Fig. 786). Es setzt sich daher die jetzt breit gewordene Mesoblastzone des vorderen und seitlichen Keimscheibenrandes aus drei in äquatorialer Richtung verlaufenden konzentrischen Streifen zusammen, einem mittleren für die bluthaltigen (Blutzone) und zwei ihn umgebenden für die blutleeren Gefäße. Selbstverständlich treten auch im mittleren Streifen leere Gefäße auf, zur Verbindung der Blutinseln untereinander.

Viele dieser leeren Gefäße legen sich von den Blutinseln aus an in Gestalt dünnerer Zellenstränge, die vom seitlichen Umfang derselben in horizontaler Richtung auswachsen (Fig. 783 *lg*), erstens nach beiden Rändern der Mesoblastzone zu, als Anlagen der radiär gerichteten leeren Gefäße dieser Zone, und zweitens in der Längsrichtung derselben, als Anlagen leerer Verbindungsgefäße der Blutinseln. Ob diese Ausläufer völlig frei von den Blutinseln auswachsen oder unter Abspaltung vom Entoblast (vergl. unten p. 1111) ist noch zu untersuchen.

Es gehen also aus den Blutinseln nicht nur die bluthaltigen Gefäße, sondern auch ein guter Teil der leeren hervor. Der Unterschied zwischen dieser Gefäßbildung des vorderen Mesoblastfeldes und derjenigen des Hinterrandfeldes beruht somit in folgendem: Vorne wird das Gefäßmaterial frühzeitig abgeschieden und wächst in cirkumskripten, sich vorerst nicht weiter gliedernden Anlagen

(Blutinseln) während der langen Zeit, die ihm bis zur Ausbildung von Hohlgefäßen zur Verfügung steht, zu mächtigen Zellenhaufen heran. Erst kurz vor dem Auftreten der Endothelröhren giebt es Anlagen solcher in Form von Ausläufern ab, während die übrige Masse, abgesehen von einer dünnen Wandschicht, Blut, und zwar fast das gesamte embryonale Blut, liefert. Hinten dagegen löst sich das Gefäßmaterial später und in langsamer Zeitfolge von den Keimblättern ab, entsprechend der allmählichen Umgestaltung des Umschlagsrandes zum Umwachsungsrand, und zerstreut sich dabei mit dem Auswachsen des Keimscheibenrandes von vornherein über eine größere Fläche. So kommt es hier nur zur Ausbildung kleinerer Anlagen, die lediglich blutleere und auch einige blutarme Endothelröhren hervorbringen können.

Ein Teil der vorderen blutleeren Gefäßanlagen läßt sich aber nicht mit den Blutinseln in Zusammenhang bringen, und bleibt es für solche im Einzelfalle zweifelhaft, ob sich ihr Material von letzteren frühzeitiger abgetrennt hat — was thatsächlich vorkommt — oder ob sie unabhängig entstanden sind.

Manche der Gefäßzellenzüge teilen sich in ihrem Verlauf, so daß hier, sowie im hinteren Mesoblastfeld, schon in der soliden Anlage ein gewisser Grundstock des Netzes der späteren Hohlgefäße gegeben ist.

Im hinteren Mesoblastfeld beginnen die soliden Anlagen der leeren Gefäße etwas früher hervorzutreten als im vorderen. Schon im Stadium von 6—8 Urwirbeln, also lange vor dem Erscheinen von Gefäßanlagen im Embryo, ist eine Anzahl von ihnen schon vorhanden (Fig. 779). Die ersten entstehen eben im Anschluß an die hintersten Blutinseln, aber das Auftreten der folgenden zieht sich entsprechend länger hinaus. Im vorderen Mesoblastfeld kommen sie, von Ausnahmen abgesehen, erst während des beginnenden Schlusses des Medullarrohres, wenn die 2 ersten Visceraltaschen bemerkbar werden, zum Vorschein (Fig. 782), also zur selben Zeit, wenn auch im Embryo die ersten Gefäßzellen zu beiden Seiten des Darmes als Vorläufer der Herzanlage sichtbar werden. Vorher besitzen die Blutinseln höchstens ganz kurze Ausläufer.

Im Gegensatz zu den Blutinseln setzt die Lumenbildung bei den zellenärmeren Anlagen der leeren Gefäße bald nach deren Entstehung ein und läuft ebenso rasch bei ihnen ab.

Schon gegen Ende des Stadiums von 2 Visceraltaschen und noch mehr wenn die erste Spur einer 3. Tasche sichtbar wird, sind bereits zahlreiche blutleere Hohlgefäße auf dem Dotter vorhanden. Es ist dies zu einer Zeit, in welcher die weit älteren Blutanlagen sich in mehr oder minder fortgeschrittener Höhlung befinden, die Herzanlage noch ohne Lumen ist, aber im Rumpf schon die ersten Gefäßröhrchen als Vorläufer der Subintestinalvene gefunden werden. — Ganz vereinzelte Endothelröhrchen trifft man übrigens schon weit früher, vom Stadium von 8 Urwirbeln ab, auf dem Dotter an.

Der Vorgang der Lumenbildung erscheint am durchsichtigsten an zweireihigen Zellensträngen. Hier rücken die gegenüberliegenden Zellen einfach auseinander, indem sie sich abplatten und der Fläche nach krümmen (Fig. 783 u. 784 *lg*). Einreihige Zellenketten wandeln sich dadurch in Röhren um, daß die flachen Zellen sich hohlziegelartig einrollen, bis ihre freien Ränder zur Berührung kommen. Diese Bildungsweise tritt auf Querschnitten durch das Rohr deutlich zu Tage ◠, während es auf Längsschnitten oft so aussieht, als ob die Zelle sich in zwei das Lumen umschließende Fortsätze gabele (Fig. 783 *lg'*). Bei den dickeren Strängen ist es, wenn die Zahl der Zellen auf dem Querschnitt eine geringe ist, möglich, daß diese sämtlich unter gegenseitiger Verschiebung in die Endothelwand einrücken, dann entsteht ein leeres aber weites Gefäß. Oder es bleiben

bei der Wandbildung eine oder ein paar Zellen im Innern zurück und stellen dann Blutzellen dar.

Das Lumen tritt häufig diskontinuierlich auf in Gestalt kleiner Höhlen, die alsdann konfluieren. Unter zunehmender Abflachung der Wandzellen und gleichzeitiger mitotischer Vermehrung derselben gewinnt der Hohlraum bedeutend an Ausdehnung.

So bilden sich bis zum Stadium von 4 Visceraltaschen (Fig. 787) auf dem Dotter zahlreiche nahe beieinander gelegene, blutleer angelegte Gefäße aus, die zunächst noch ein sehr ungleiches Kaliber zeigen, von den kleinsten offenbar später entstandenen Röhrchen bis zu Kanälen, die an Weite den ebenfalls hohl gewordenen Blutinseln nicht nachstehen. Die älteren lassen sich von den jüngeren an der stärkeren Dehnung und Abflachung ihrer Endothelzellen unterscheiden. Diese Hohlgefäße senken sich ebenso wie die Blutinseln in den Dotter ein und die größeren unter ihnen wölben sich auch gegen die Oberfläche vor. Unter sich fließen sie von Strecke zu Strecke zusammen, die einen infolge primärer Verbindung, die anderen infolge sekundären, durch ihre Ausdehnung und ihr Auswachsen entstandenen Zusammentreffens. In dieses Netz sind, wiederum infolge der primären Anlagen, die blutbildenden Gefäße miteingeschlossen.

3) Die wandungslosen Gefäßräume und die Bildung des Randsinus.

Bei Petromyzon, den Amphibien und Knochenfischen kommen bekanntlich als Vorläufer der Endothelröhren wandungslose, Flüssigkeit führende Lakunen oder Rinnen an der Oberfläche des Dotters vor, die nachträglich eine Endothelauskleidung erhalten und damit zu echten Gefäßen sich umgestalten können. Solche Bildungen treten nun auch auf dem Dotter der Torpedokeimscheibe auf und führen hier ebenfalls zur Entstehung von Endothelröhren. Der Vorgang ist vor allem für die Genese des Randgefäßes der Keimscheibe (Sinus terminalis) typisch und läuft hier in folgender Weise ab.

Schon in sehr früher Zeit (Stad. von 3–5 Urwirbeln), wenn vom Gefäßsystem aus erst junge Blutinseln vorliegen, erscheinen in dem peripher von ihnen gelegenen äußersten Randteil des Blastoderms Einsenkungen des Dotterentoblast, über welche der dünne Mesoblast frei, d. h. ohne sich mit ihrem Rande zu verbinden, hinwegzieht. Ich habe diese Vertiefungen als „Randgruben" bezeichnet (Rückert 1903). Zuerst treten sie nur in der vorderen Keimscheibenhälfte auf, und zwar als ganz flache, durchaus nicht immer deutliche Gebilde. Sie schließen sich dem peripheren Rand der Blutinseln an, so daß die Gefäßzone anfänglich in ihrer ganzen, noch geringen Breitenausdehnung nur von diesen beiden frühesten Gefäßanlagen eingenommen wird (Fig. 780). Im Sauropsidenei ist dieses nachbarliche Verhältnis in späterer Entwickelungszeit, wenn bereits Blutzellen sich von den Inseln ablösen, noch erhalten, so daß das frei werdende Blut direkt in den anstoßenden Sinus gelangen kann. Hier tritt die Bedeutung des Randsinus als eines zu den Blutanlagen gehörigen Gefäßes, eines Sammel- oder Aufnahmerohres für das neu gebildete Blut klar hervor. Bei Torpedo rückt mit der Verbreiterung der Gefäßzone die Anlage des Sinus von den Blutinseln ab, weil sie dem Rande des Blastoderms, an den

sie bei Selachiern gebunden ist, bei seiner Ausbreitung über den Dotter folgt.

Später greift die Sinusanlage auch auf den hinteren Umfang der Keimscheibe über und rückt an ihr medianwärts auf die hintere Abschnürungsstelle des Embryo zu, nachdem vorher in dieser Richtung ein flacher Umwachsungsrand aufgetreten ist. Inzwischen sind die vorderen Randgruben breiter und tiefer geworden (Fig. 783) und treten nun auch bei Oberflächenbetrachtung der Keimscheibe zu Tage (Fig. 782) als rundliche Flecken von opaker Beschaffenheit, die mit ihrem peripheren Umfang den Blastodermrand vorbuchten und von weißlichen, d. h. nicht durchscheinenden Streifen umsäumt und untereinander geschieden werden.

Bald darauf konfluieren die Randgruben zu einer fortlaufenden ringförmigen Anlage, der des Sinus terminalis. Seiner Entstehung gemäß zeigt dieser anfänglich einen wellig gebuchteten Verlauf (Fig. 786).

H. Virchow (1898) beschreibt die Randgruben für das Flächenbild der Torpedokeimscheibe sehr zutreffend, bezweifelt aber, daß sie Vorläufer von Gefäßen seien.

Die Endothelauskleidung der Randsinusanlage vollzieht sich spät und sehr langsam durch anfangs spärliche, lang ausgezogene Gefäßzellen, die sich sowohl an den entodermalen Boden der Grube, als an den über der Einsenkung frei wegziehenden Mesodermstreifen anlegen. Indem sie zugleich vom Seitenrand der Grube auf die Mesodermdecke hinübergreifen, machen sie aus der frei zwischen die Keimblätter sich öffnenden Grube ein geschlossenes Rohr (Fig. 787). Nur das zuletzt entstehende Endstück des Sinus erhält seinen Endothelbelag auf andere Weise. Hier gelangen die p. 1105 beschriebenen, am Keimscheibenrande sich ablösenden Gefäßzellengruppen — es sind die letzten, die am Rande entstehen — infolge ihres späten Auftretens direkt in die darunter befindliche Randsinusrinne und stellen in ihr ein Endothelrohr nach dem gleichen Modus her, wie sonst leere Gefäße aus soliden Zellensträngen entstehen. Dieses örtliche Zusammenfallen der Sinusanlage und der die Blutinselkette fortsetzenden Gefäßzellenhaufen des Randes ist beachtenswert als ein weiterer Beleg für die oben betonte Zusammengehörigkeit von Sinus und Blutanlagen.

Einige Zeit nach dem Auftreten der Randgruben erscheinen in der sich verbreiternden Gefäßzone weitere Vertiefungen peripher sowie innen von den Blutinseln (Figg. 783 u. 784). Sie sind gewöhnlich seichter als die Sinusanlage und daher im Oberflächenbild undeutlicher als diese (Fig. 782). Ihre Auskleidung mit Endothel geschieht aber nicht durch vereinzelte Gefäßzellen, sondern durch jene soliden Stränge, die wir oben als die Vorläufer leerer Gefäße kennen gelernt haben. Diese finden sich häufig, wenn auch keineswegs ausschließlich, innerhalb der Entoblasteinsenkungen (Figg. 783 u. 784). Sie liegen frei in diesen Vertiefungen ohne sie auszufüllen und wandeln sich daselbst in der früher geschilderten Weise zu Endothelröhren um, die sich ausweitend, mit der Wand der Grube in Berührung kommen. Hier ist wie beim Randgefäß die wandungslose Rinne das Primäre, das auskleidende Endothelrohr das Sekundäre.

Wenn auch die Gefäßzellengruppen die Gruben der Dotteroberfläche als Sitz bevorzugen — vielleicht weil sie hier mehr Platz als anderswo finden —, so beschränken sie sich doch keineswegs auf sie. Da nun aber die Endothelröhren schließlich alle in den Dotterentoblast

eingesenkt sind, so muß ein Teil von ihnen durch Druck auf die Unterlage sich die Vertiefung selbst geschaffen haben. Bei diesem Vorgang ist die Gefäßanlage das Primäre, die Dottergrube das Sekundäre. Uebrigens wird man bei der weichen Beschaffenheit des Dotters damit rechnen müssen, daß die Einsenkungen, solange sie noch keine Endothelauskleidung besitzen, vergängliche Bildungen sind, die an der einen Stelle wieder verstreichen, an der anderen neu entstehen.

Die Plasma führenden Rinnen an der Oberfläche des Dotters, die, wie es nun den Anschein gewinnt, eine den Eiern der niederen Wirbeltiere allgemein zukommende Einrichtung darstellen, dürfen mit Rücksicht auf ihr frühzeitiges Auftreten und ihren einfachen, der Endothelwand entbehrenden Bau als ein provisorisches primitives Gefäßsystem aufgefaßt werden, das vor dem Erscheinen des definitiven aus Endothelröhren gebildeten Gefäßnetzes die Verteilung der ernährenden Flüssigkeit auf der Dotteroberfläche — wenn auch in unvollkommener Weise — besorgt. Es ist gleichwertig den bei Wirbellosen vorkommenden wandungslosen Blutlakunen (vergl. hierüber A. Lang, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr., Bd. XXXVIII, 1903).

4) Die späteren Beziehungen der Gefäßanlagen zu den Keimblättern.

Es wurde oben dargelegt, daß die Blutinseln nach vollendeter Delamination des vorderen Randmesoblast eine Zeit lang ausschließlich diesem Blatt angehören, bis sie später aus dem Verband desselben für immer ausgeschieden werden, um dann zwischen ihm und dem Entoblast gelegen, zusammen mit den leeren Gefäßanlagen, eine eigene Schicht zu bilden. Zu dem unteren Keimblatt dürfen sie nach der Delamination des mittleren nicht mehr gerechnet werden. Ihr Verhalten zu diesem Blatt ist von da ab vielmehr folgendes.

Sie grenzen, da sie an ihrer Unterfläche nicht von Mesoblast überzogen sind, an den Dotterentoblast an, wobei sie ihn unmittelbar berühren oder anfänglich auch durch einen mehr minder weiten Spalt von ihm abgehoben sein können (Fig. 780). Es mag dahingestellt bleiben, inwieweit dieser Spalt ein Artefakt ist.

Nimmt man an, daß die Einsenkungen des Entoblast unterhalb der Inseln im Gegensatz zu den übrigen wandungslosen Gefäßrinnen der Dotteroberfläche durch den Druck der aufliegenden Gefäßzellenhaufen gegraben sind, dann wird man eine unmittelbare Berührung derselben mit den letzteren als selbstverständlich ansehen.

Jedenfalls lagern sich später die Inseln mit ihrer weiteren Vergrößerung inniger an den Dotterentoblast an (Fig. 783), derart, daß eine Grenze an einzelnen Stellen derselben nicht mehr zu ziehen ist, um so weniger, als die Ausbildung ihrer unteren Endothelwand anfänglich eine unvollkommenere ist als die der oberen. Es zeigt sich dabei das eigentümliche, schon von Swaen erkannte Verhalten, daß die Blutinseln nur an ihrem einen Ende sich in den Entoblast hinein verlieren, während sie sonst von ihm abgrenzbar sind, eine Erscheinung, die auf Längs- wie Querschnitten der Inseln zu Tage tritt (Swaen) und daher nicht auf Trugbildern infolge schiefen Anschnittes beruhen kann,

Freilich läßt sich aus dieser Beobachtung nicht etwa eine entodermale Entstehung der Blutinseln, wie SWAEN es gewollt hat, ableiten, weil die Inseln um diese Zeit längst angelegt sind. Es könnte höchstens ein nachträglicher Zuschuß von Entoblastzellen an diese Gefäßanlagen in Frage kommen.

Wenn wir daraufhin das Verhalten des Dotterentoblast untersuchen, so zeigt sich, daß diese sonst einschichtige Epithellage an vielen Stellen, so namentlich auch im Bereiche der Blutinseln mehrschichtig wird (Figg. 783 u. 784), wobei in extremen Fällen die regelmäßige epitheliale Aufreihung der Zellen verloren gehen kann (Fig. 790). An anderen Stellen wieder erscheint sie im Gegenteil rarefiziert (Fig. 783), als ob sie Zellen abgegeben hätte. Nach den mir vorliegenden Bildern kann ich nicht annehmen, daß es sich hierbei allein um passive Verschiebungen der Zellen infolge der grubigen Einsenkungen der Dotteroberfläche handelt, sondern daß ein aktiver Vor-



Fig. 790 a und b. Zwei aufeinander folgende Schnitte aus dem vorderen Mesoblastfeld der Keimscheibe der Fig. 778. *bi* Blutinsel. *ec* Ektoblast. *en* Dotterentoblast. *k* Knospe des Dotterentoblast.

gang im Entoblast, bei den Verdickungen, also eine Zellenwucherung, mit im Spiele ist. Für eine solche kommt außer der Eigenvermehrung der Entoblastzellen ein Nachschub junger, von den Riesenkernen (Spätform der Merocytenkerne) abstammender Elemente in Betracht, die außerhalb des Epithels als kleinere, freie Kerne in großer Zahl neben und über den Riesenkernen sich finden. Sie teilen sich regulär mitotisch trotz ihrer Abstammung von den Riesenkernen und gleichen den Kernen der darüber liegenden Entoblastzellen vollkommen (Figg. 783 u. 784). Es liegt die Annahme nahe, daß sie Zellenleiber um sich abgrenzen und dann in den Verband des Entoblast eintreten, denn man sieht thatsächlich häufig Zellen sich von unten her keilförmig in das Epithel einschieben.

Es wäre aber trotzdem diesen verbreiteten Wucherungen des Entoblast keine besondere Bedeutung beizulegen, wenn sich nicht die weitere Beobachtung machen ließe, daß der Entoblast an seiner freien oberen Fläche Knospen bildet, die in ihrem Aussehen mit soliden Gefäßanlagen so völlig übereinstimmen, daß man sie

ohne weiteres für solche ansprechen wird, wenn man sie abgeschnürt unterhalb des Mesoblast oder in ihm vorfindet. In Fig. 790a ist eine solche Knospe in Verbindung mit dem Entoblast zu sehen, in Fig. 790b, dem nächstfolgenden Schnitte, erscheint sie abgelöst als Gefäßanlage. Sie hängt, wie ich das wiederholt gesehen, mit dem Seitenrand der Insel zusammen, von dem sie auf dem abgebildeten Schnitte offenbar nur abgerissen worden ist. Ein gleiches Gebilde in gleicher Lage ist in Fig. 781 (*k*) wiedergegeben. Derartige entodermale Sprossen finden sich nun nicht bloß in der Umgebung der Inseln, sondern auch sonst in der Gefäßzone, insbesondere auch im Hinterrandfeld vor. Fig. 791a und b zeigen eine Knospe (*k*) aus dieser Region in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten, während rechts davon in Fig. 791b eine zweite (*k'*) im An-

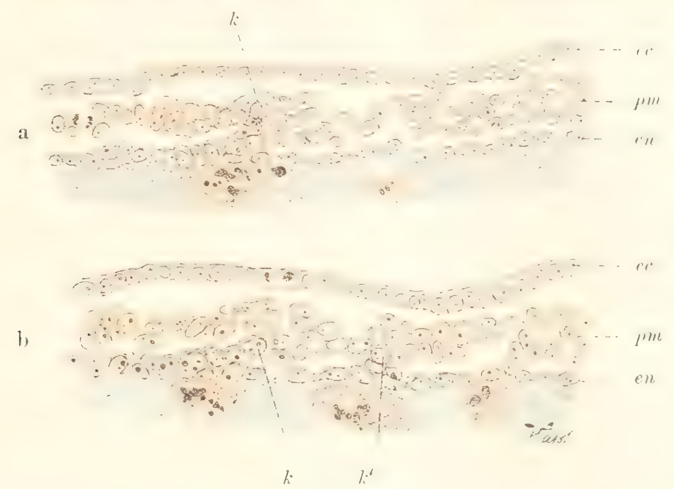


Fig. 791a und b. Zwei aufeinander folgende Schnitte aus dem hinteren Mesoblastfeld der Keimscheibe der Fig. 778. *ec* Ectoblast. *pm* peripherer Mesoblast. *en* Dotterentoblast. *k* und *k'* Knospen des Dotterentoblast.

schnitt auftaucht. Es ist sehr charakteristisch, wie die Sprossen in diesen Figuren von unten her in den Mesoblast eindringen und diesen dabei auseinandersprengen, ein Verhalten, das nicht selten bei freien Gefäßzellengruppen (Fig. 789) wahrzunehmen, aber dann nur indirekt für einen Rückschluß auf die entodermale Abstammung der Anlage zu verwerten ist. Solche Knospen wie in Fig. 791 stellen selbständige Anlagen leerer Gefäße dar. Die der Figuren 781 u. 790 dagegen dienen offenbar zur Ergänzung der anstoßenden Blutinseln. Ob sie diesen neue Blutzellen zuführen, dürfte schwer zu entscheiden sein. Jedenfalls wird dieses Material, da es sich an den seitlichen Rand der Inseln heranlegt, vor allem für deren spätere Ausläufer, also wiederum für leere Endothelröhren, Verwendung finden.

In welchem Umfang diese entodermale Gefäßbildung stattfindet, läßt sich nicht leicht abschätzen. Die Zahl der Sprossen an einer Keimscheibe ist eine mäßige und an den verschiedenen Keimscheiben zudem wechselnde, aber andererseits zieht sich ihre Bildung über eine verhältnismäßig lange Entwickelungszeit hinaus. Es ist auch diese Frage weniger von prinzipieller Bedeutung gegenüber der Konstatierung der Thatsache, daß überhaupt die mesodermalen Ge-

fäßanlagen von Torpedo sich durch entodermalen Nachschub ergänzen, eine Ansicht (RÜCKERT 1887), die so allgemein bezweifelt worden ist, daß ich selbst mit einem gewissen Vorurteil gegen meine eigenen vor 18 Jahren angestellten Beobachtungen an eine erneute Untersuchung des Gegenstandes herangetreten bin. Ich habe mich aber an dem neuen Material von der Richtigkeit jener alten Angaben in Bezug auf diesen einen Hauptpunkt wieder überzeugt. Nur möchte ich mich hinsichtlich der Beteiligung der Merocytenkerne (Riesenkerne) jetzt insofern vorsichtiger ausdrücken, als ich, mich streng an das zu Beobachtende haltend, die gefäßbildenden Knospen zunächst nur vom Dotterentoblast ableite, dessen Wucherungen, wie ich annehme, nicht ohne wesentliche Mitbeteiligung von Merocytenabkömmlingen sich bilden.

Die hier geschilderte spätere entodermale Entstehung von Gefäßanlagen auf dem Dotter läßt sich mit der ersten Blutinselbildung unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen, wenn man die letztere dahin deutet, daß es auch bei ihr der Dotterentoblast ist, welcher das Material der Blutinselanlagen an den Mesoblast abgiebt (p. 1095), eine Auffassung, die vorerst nicht bewiesen, aber doch insoweit zulässig erscheint, daß die Anhänger der Spezifität der Keimblätter sich mit ihr abfinden können.

Nach diesen Beobachtungen erscheint es wünschenswert, daß die Abstammung der Spätformen der Merocytenkerne von Furchungskernen bewiesen werde. Bisher ist nur die Entwickelung der aus Spermaköpfen stammenden Frühformen dieser Kerne exakt verfolgt und der Nachweis geliefert worden (RÜCKERT 1899), daß, solange die Furchungskerne gezählt werden können, aus ihnen keine Merocytenkerne entstehen. Von diesem Stadium ab nach aufwärts steht eine genauere Untersuchung noch aus.

Litteratur über die Entstehung der Blutinseln der Selachier.

KOLLMANN (1885) kommt das Verdienst zu, die Blutinseln von Torpedo im Randteil der vorderen Blastodermhälfte als erster gesehen und abgebildet zu haben. Seine Lehre von der Blut- und Gefäßbildung aus dem „Akroblast“ dürfte wohl nur mehr historisches Interesse haben, da sie der Autor in seinem später erschienen Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte (1898) nicht mehr berücksichtigt.

Nach SWAEN (1885) entstehen die Blutinseln von Torpedo aus dem Entoblast und dringen dann in den Mesoblast ein (ils s'engagent dans le mésoblaste), der ihnen aber kein Material liefert. SWAEN begründet seine Ansicht durch eine Schilderung jener älteren Entwickelungszustände, die, wie oben (p. 1109) bemerkt, für die Abstammung der Inseln nicht mehr in Betracht kommen. Beziehungen der jungen Blutanlagen zum Entoblast beschreibt er in seiner sonst sorgfältigen Arbeit nicht, vielmehr giebt er nur an, daß an der Stelle der späteren Gefäßzone anfänglich der Ekto- und Entoblast nicht getrennt seien, sondern eine indifferente Zellenmasse bilden, aus welcher sich die 3 Keimblätter herausdifferenzieren, eine Auffassung der Bildung des peripheren Mesoblast, die für Torpedo sicher nicht zutrifft.

Ohne die Arbeit SWAEN's zu kennen, habe ich selbst (RÜCKERT 1887) den gleichen Gegenstand am gleichen Objekt untersucht, bin aber trotz mannigfacher Uebereinstimmung in Einzelheiten doch in Bezug auf die Hauptfrage, die Abstammung des peripheren Mesoblast und der Blutinseln, zu anderen Resultaten gekommen. Meine damalige Auffassung der Mesoblastbildung deckt sich im wesentlichen mit der oben dargestellten. Bei der Gefäßbildung wurde zwischen der Reihe der großen Blutinseln des Vorderseitenrandes und den kleineren gefäßbildenden Zellenhaufen des Hinterrandfeldes, die jetzt im Interesse der Darstellung gesondert behandelt sind, nicht unterschieden, sondern beide als „Blutinseln“ bezeichnet. Diese „Blutinseln“ habe ich aus dem Ento- und Mesoblast abgeleitet, meine Beobachtungen in den Satz zusammenfassend: „Das für die Blutbildung bestimmte Material des peripheren Mesoblast ergänzt sich durch frisch abgefurchte Zellen vom Dotter aus“. Unter den letzteren sind Entoblastzellen verstanden, die aus den sprossenden Merocytenkernen hervorgehen. Diese Auffassung der Gefäßbildung habe ich durch meine neueren Untersuchungen bestätigt gefunden. Hingegen halte ich meine

frühere Angabe, daß innerhalb des Blastodermknopfes Blutzellen aus Megasphären sich bilden, nicht mehr aufrecht, wenn auch die von mir ausführlich gegebene Beschreibung des Eindringens der Megasphären in den zum Blastodermknopf sich umgestaltenden Rest der Furchungshöhle zu Recht bestehen bleibt.

Im Gegensatz zu SWAEN und RÜCKERT nimmt ZIEGLER (1891 a, 1891 b, 1892) eine rein mesodermale Entstehung der Blutinseln von Torpedo an. Er begründet dies in seiner sonst ausführlichen Arbeit nur durch die kurze Angabe, daß die Inseln im peripheren Mesoderm liegen, eine Thatsache, die schon den früheren Untersuchern bekannt war und die über die Herkunft des Blutmaterials nichts entscheidet. Das von ihm angezogene Stadium ist für die Feststellung der Herkunft der Inseln zu alt, es ist sogar noch älter als unsere Fig. 778. — ZIEGLER (1887, 1888, 1891 a, 1898) vertritt mit großer Entschiedenheit die Ansicht, daß die Merocytenkerne der Selachier (sowie der übrigen meroblastischen Wirbeltiere) nach Ablauf der Furchung wegen ihrer alsdann stattfindenden amitotischen Vermehrungsweise der Degeneration anheimfallen und sich nicht an der Bildung weder des Embryos noch des Dotterentoblast und Blutes beteiligen können. Diese Auffassung der Amitose ist aber durch nichts erwiesen, sondern im Gegenteil durch neuere Erfahrungen an Pflanzen für die letzteren direkt widerlegt.

In einer kurzen, aber auf sorgfältiger Untersuchung beruhenden Arbeit tritt VAN DER STRICHT (1896) ebenfalls für die mesodermale Blutbildung bei Pristiurus, Scyllium und Torpedo marmorata ein. Seine Beschreibung geht aber von Stadien aus, welche den ZIEGLER'schen entsprechen und die Blutinseln schon im abgetrennten Mesoblast aufweisen.

Auch EMMERT, ein Schüler SOBOTTA's, erklärt sich kurz für diese Abstammung des Blutes bei Torpedo marmor.

In einer neueren umfassenden Abhandlung führt HIS (1900), indem er seine einstige Parablasttheorie ganz erheblich umgestaltet und einschränkt, das Blut und die Gefäße auf einen eigenen Gefäßkeim, den „A n g i o b l a s t" zurück. Derselbe stammt aus dem „L e c i t h o b l a s t", einem Teil des protoplasmatischen Keimes, der die Verarbeitung des Dotters besorgt. Der Lecithoblast ist also, wie HIS selbst hervorhebt, ein physiologischer Begriff. Dieses dotterhaltige Organ (= Keimwall der Sauropsiden, Periblast der Selachier und Teleostier) giebt neben anderen Bestandteilen für das Blastoderm auch das Material für Blut- und Gefäßanlagen, den A n g i o b l a s t e n, ab. Bei Selachiern geschieht dies in der Weise, daß vom Periblast zuerst der Dotterentoblast gebildet wird, der dann seinerseits das periphere Mesoderm (Randmesoderm) liefert. Das letztere hin wiederum enthält zwei nach HIS scharf zu trennende Anlagen, nämlich das Zellenlager für die extraembryonalen Seitenplatten und den darunter befindlichen Gefäßkeim.

Eine Sonderstellung in Bezug auf die Blutbildung nimmt C. K. HOFFMANN (1892, 1893 a, 1893 b, 1896) ein. Er zweifelt die bekannten Blutinseln der Selachier als solche überhaupt an und läßt zuerst leere Endothelröhren aus dem Entoblast entstehen und sodann Blutzellen, ebenfalls entodermaler Herkunft, in die Gefäße einwandern.

5) Die ersten Gefäßbahnen auf dem Dotter von Torpedo.

Durch die geschilderten Entwickelungsvorgänge kommen auf dem Dotter von Torpedo folgende Gefäßbahnen zu Stande (Fig. 792).

1) Ein die Area vasculosa peripher abschließendes Endothelrohr, die ä u ß e r e R i n g v e n e (*rs* = R a n d s i n u s, S i n u s t e r m i n a l i s, deren Entstehung p. 1107 dargestellt wurde. Sie tritt an der kaudalen Abschnürungsstelle des Embryo in letzteren ein, um in ihm als Subintestinalvene (*sv*) weiter zu ziehen. Dieser Zusammenhang ist schon in der ersten Anlage der beiden Gefäße gegeben. Es setzt sich nämlich die Reihe der Gefäßzellenhaufen, welche am Hinterrand des Blastoderms für das Endstück des Sinus die endotheliale Auskleidung zu liefern hat (p. 1108), jederseits mit dem Randmesoblast in den Embryo hinein fort und stellt hier, in kaudaler Richtung weiter schreitend, die solide paarige Anlage der Subintestinalvene dar. Die letztere ist also im Grunde a l s e i n e F o r t s e t z u n g d e r B l u t i n s e l k e t t e i n d e n E m b r y o a u f z u f a s s e n (p. 1108).

Die Entstehung dieses hinteren Stückes der Subintestinalvene geschieht aber nicht etwa durch Einwachsen des Gefäßmaterials in den Embryo, sondern durch eine auf dem angegebenen Wege fortschreitende Ausschaltung desselben aus dem Mesoblast. Nirgends im Embryo springt die lokale Entstehung der Gefäße so in die Augen, wie an diesem zellenreichen Abschnitt der Subintestinalvenenanlage. Man kann hier sogar sehen, daß einzelne Zellenhaufen, die den Mesoblast nicht rechtzeitig verlassen haben, sich schon innerhalb desselben zum Gefäßrohr zu differenzieren beginnen. Ein schlagenderer Beweis für die lokale Gefäßbildung im Embryo ist kaum denkbar.



Fig. 792. Die Gefäßbahnen der Keimscheibe der Fig. 786. Halbschematisch. Arterien rot, Venen schwarz. Die Dottergefäße nach Fig. 786. Die Gefäße des Embryo nach einer Schnittserie. *ao* Aorta. *h* Herzschlauch. *lsv* linke Subintestinalvene des mit dem Dotter verbundenen Rumpfstückes (Vorderrumpf), noch unfertig. *rsv* die gleiche Gefäßanlage der rechten Seite, nicht durchlaufend. *sv* Subintestinalvene des vom Dotter abgetrennten kaudalen Körperabschnittes (Hinterrumpf + Schwanz). *lg* Längsgefäß der rechten Vorniere zwischen Aorta und *lsv*. *rs* Randsinus (äußere Randvene). *hv* hintere Dottervene. *iv* innere Ringvene. *vv* vordere Dottervene. *t* Abtrennungsstelle der rechten vorderen Dottervene von der kaudalen Fortsetzung des Herzschlauches. *c* extraembryonales Cölom. *mf* mesoblastfreie Zone.

Von der Stelle an, wo die beiden Hälften des Ringgefäßes den Keimscheiben r a n d verlassen, bis zu ihrer Einbiegung in die Subintestinalvenen, sind sie nicht mehr als Randvenen, sondern als D o t t e r v e n e n (Fig. 793 *dv*) oder vorläufig richtiger als h i n t e r e D o t t e r v e n e n (Fig. 792 *hv*) zu bezeichnen. Diese in Fig. 792 ganz kurzen Venenstücke haben sich bis zum Stadium der Fig. 793 dadurch, daß der Randsinus dem sich ausbreitenden Blastodermrand folgend nach rückwärts verlagert worden ist, erheblich in sagittaler Richtung verlängert und stehen im Begriff, zu einer unpaaren medianen Vene (Fig. 793 *dv*) zu verschmelzen, welche sich in ein gleichfalls unpaar werdendes Stück der Subintestinalvene (*sv*) ergießt. Man darf jetzt diese Vene (Fig. 793 *dv*) kurzweg als die D o t t e r v e n e bezeichnen, weil andere Dottervenen (s. unten) um diese Zeit nicht mehr existieren.

Die Mündung der hinteren Dottervenen in die Subintestinalvenen geschieht durch Vermittlung einer unpaaren schon von P. Mayer und Rabl beobachteten sinusartigen Erweiterung, welche die beiderseitigen Gefäße aufnimmt.

2) Ein die mesoblastfreie Zone umschließendes Endothelrohr, die **innere Ringvene** (Fig. 792 *ir*), welche durch bogenförmige Anastomose zweier aus dem kaudalen Ende (Venenende) des Herzens austretender Venen — wir nennen sie **vordere Dottervenen** (Fig. 792 *vv*) — gebildet wird. Diese Venen senken sich als **ursprüngliche Fortsetzung der Herzanlage** zu beiden Seiten der vorderen Darmpforte zum Dotter herab und ziehen auf diesem zunächst lateralwärts zwischen dem Hinterrand der mesoblastfreien Zone (*mf*) und dem Vorderrand der extraembryonalen Leibeshöhle (*c*). An der lateralen vorderen Ecke der letzteren geben sie einen

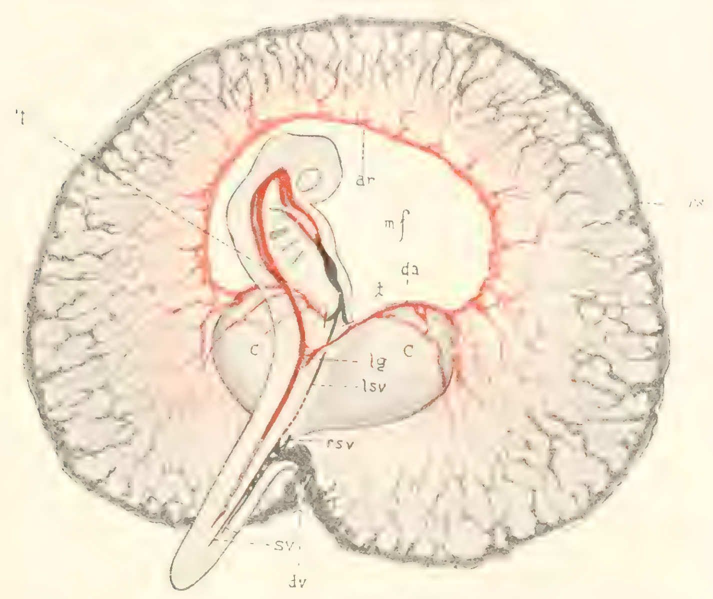


Fig. 793. Die Gefäßbahnen der Keimscheibe der Fig. 788. Halbschematisch. Arterien rot, Venen schwarz. Die Dottergefäße nach Fig. 788, die embryonalen Gefäße nach einer Schnittserie. *dv* Dottervene (= *hv* von Fig. 792). *da* Dotterarterie (= *vv* von Fig. 792). *ar* Arterienring. *t'* Abtrennungsstelle des linken Endes des Arterienringes (linke vordere Dottervene der Fig. 792) vom Herzen nach einem späteren Entwickelungsstadium. *lg* Längsgefäß der Vorniere, nimmt die Quergefäße der Vorniere auf. Sonstige Bezeichnungen wie in Fig. 792.

am Seitenrand dieses Cölomabschnittes verlaufenden hinteren Ast ab und wenden sich dann, dem Außenrand der mesoblastfreien Zone folgend und die Gefäßzone innen umsäumend, im Bogen nach vorn, um schließlich ohne Grenze in die gleichnamige Vene der anderen Seite überzugehen.

Der innere Venenring von Torpedo ist morphologisch wichtig, weil durch ihn die bisher nicht durchführbare Homologisierung des Dottergefäßsystems der Selachier mit dem der Amnioten ermöglicht wird, wie bei den Reptilien dargelegt werden soll. Wir verlassen vorerst den inneren Gefäßring von Torpedo im Stadium der Fig. 792, um die Schilderung seiner Weiterentwickelung später wieder aufzunehmen.

3) Das Innere der durch die beiden Venenringe begrenzten Area vasculosa ist von einem Netz von Endothelröhren durchsetzt. Wir

können dasselbe, da es die Verbindung zwischen den zwei Dottergefäßstämmen herstellt, als Dotterkapillarnetz bezeichnen. Und weil ferner die beiden Gefäße, wie aus ihren Mündungsverhältnissen hervorgeht, zur Zeit als venöse zu gelten haben, ist das Kapillarnetz ebenfalls als ein venöses anzusehen. Es geht hervor erstens aus sämtlichen Blutinseln, in deren Bereich es im Stadium unserer Fig. 792 noch nicht einmal vollständig durchgängig ist, und zweitens aus allen blutleer angelegten Gefäßen mit Ausnahme der an den Rändern der Gefäßzone befindlichen, welche die Venenringe selbst bilden. Seine Züge sind schon jetzt vorwiegend radiär gerichtet, entsprechend dem Verlaufe der Arterien- und Venenäste, die sich später aus ihm herausbilden (Fig. 793).

Der Dotterkreislauf von Torpedo ist also in seiner primären Anlage (Fig. 792) ein rein venöser, wie es derjenige der Teleostier angeblich dauernd ist (vgl. dieses Handbuch, Bd. III, p. 111 u. 123).

Verfolgen wir nun seine Umgestaltung zum definitiven, dem arteriell-venösen Kreislauf. Der letztere kommt dadurch zu Stande, daß der innere Venenring sich durch Verbindung der rechten vorderen Dottervene mit der Aorta in einen Arterienring umwandelt (Fig. 793). Die rechte vordere Dottervene wird so zu einer Dotterarterie und sendet ihr von der Aorta stammendes Blut im Bogen des inneren Ringgefäßes nach links in die linke vordere Dottervene, die dadurch zum Endstück der Dotterarterie wird. Von diesem arteriellen Ringgefäß fließt das Aortenblut durch die zahlreichen Seitenäste desselben in das Kapillarnetz des Dotters und von da in die äußere, jetzt einzige Ringvene (Sinus terminalis), von der es durch die bisherige „hintere", jetzt einzige Dottervene zur Subintestinalis des Hinterrumpfes gelangt.

Der etwas komplizierte Vorgang der sekundären Verbindung der rechten vorderen Dottervene mit der Aorta, der durch Vermittlung eines vorderen Stückes der rechten Subintestinalvene geschieht, kann hier nicht dargelegt werden, da dies ein Eingehen auf die Gefäßbahnen des Embryo erfordern würde. Ich begnüge mich mit dem Hinweis, daß P. Mayer (1886) die rechtsseitige Vereinigung des das Herz nach hinten fortsetzenden Subintestinalvenenstückes mit der Aorta zuerst gesehen hat. Nur war er, da er die Dottergefäße nicht mit untersucht hatte, der irrigen Meinung, das betreffende Stück der Subintestinalis wachse behufs Herstellung einer Dotterarterie „mit seinem anderen Ende auf den Dotter hinaus".

Damit diese Zirkulation des Blutes sich ungestört vollziehe, bedarf es noch der Ablösung der beiden Enden des arteriellen Ringes vom Venenende des Herzens. Diese erfolgt zunächst rechts, wo im Stadium der Fig. 793 die Verbindung der ehemaligen vorderen Dottervene mit der Fortsetzung des Herzens obliteriert ist (bei *t* in Fig. 793). Links geschieht die Abtrennung etwas später, doch habe ich sie in Fig. 793 (bei *t'*) schon zur Darstellung gebracht, um eine weitere Figur zu ersparen.

Der so hergestellte Dotterkreislauf erfährt bald darauf eine neue in Fig. 794a—c dargestellte Veränderung: Der zwischen den beiderseitigen extraembryonalen Leibeshöhlen (c) auf dem Dotter nach vorn verlaufende Stamm der Dotterarterie (= ehemalige rechte vordere Dottervene, *da* in Fig. 794a) verschmilzt mit dem neben ihm ziehenden, engeren Endstück des arteriellen Ringes (*da'* ehemalige linke vordere

Dottervene). So entsteht ein unpaarer Stamm der Dotterarterie (*da''* Fig. 747 b), der sich in einen rechten und linken, den gleichnamigen Hälften des Ringes entsprechenden Ast, gabelt. In beiden Aesten,

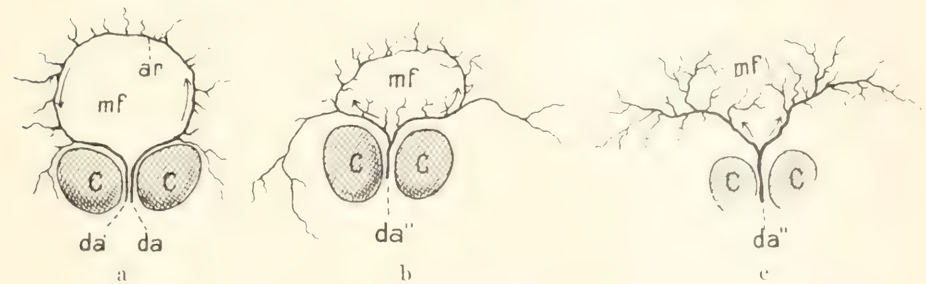


Fig. 794 a—c. Auflösung des Dotterarterienringes in die definitive Dotterarterie. Halbschematisch. *c* extraembryonales Cölom. *mf* mesoblastfreie Zone (in Fig. 794 b beginnt deren Vascularisierung, in Fig. 794 c ist sie vollendet). *ar* Arterienring. *da* anfänglicher Stamm der Dotterarterie (= ehedem Stamm der rechten vorderen Dottervene). *da'* Endstück des Arterienringes (= ehedem Stamm der linken vorderen Dottervene). *da''* definitiver Stamm der Dotterarterie, durch Vereinigung von *da* und *da'* entstanden.

also in beiden Hälften des Ringes fließt das Blut nun von hinten nach vorn. Es muß sich also der Strom am vorderen Umfang des Ringes von beiden Seiten her begegnen. Dies mag die mechanische Veranlassung dafür geben, daß im weiteren Verlauf der Entwickelung (Fig. 794 c) der Ring unter Ausweitung seiner Seitenzweige und wohl auch Neubildung von solchen sich an seinem vorderen Umfang auflöst. Es ist jetzt eine vom Embryo nach vorn verlaufende Dotterarterie vorhanden, die sich in zwei Aeste spaltet und sich dann weiter in der Richtung gegen die Ringvene zu aufteilt. Die vor der Teilungsstelle gelegene

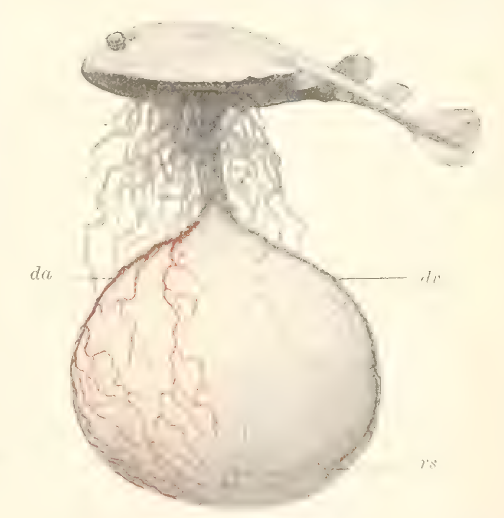


Fig. 795. Dottersack von Torpedo nach vollendeter Umwachsung. *da* Dotterarterie, ihre Zweige vereinfacht und nur für die vordere Eihälfte eingetragen. *dv* Dottervene, ihre Aeste vereinfacht und nur für die hintere Eihälfte eingetragen. *rs* Randsinusrest als paariges Längsgefäß an der Schlußlinie des Dotterloches.

gefäßfreie Zone wird durch Zweige, die vom inneren Umfang des Arterienringes bezw. den beiden Arterienästen aus vordringen, allmählich vaskularisiert (Fig. 794 b u. c).

So ist der fertige Zustand angebahnt, der aber nur langsam erreicht wird, während das bisher noch kleine Blastoderm den Dotter umwächst. Derselbe besteht darin (Fig. 795), daß ein vorderes und

ein hinteres Längsgefäß vom Embryo aus über den Dottersack einander entgegen laufen, um sich am unteren Eiumfang zu begegnen. Es sind dies 1) ein vorderes arterielles Längsgefäß, die Dotterarterie (*da* in Fig. 795), die mit der Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm über den vorderen Umfang der Dotterkugel auf deren Unterfläche herabgerückt ist; 2) ein hinteres venöses Längsgefäß, die Dottervene (*dv* Fig. 795), welche mit der Umwachsung des hinteren Keimhautrandes über den hinteren Umfang des Eies weg auf dessen Unterseite sich ausgezogen hat. Sie ist aus der kurzen Dottervene der Fig. 793 nur zum kleineren Teil durch Eigenwachstum hervorgegangen. In der Hauptsache verlängert sie sich vielmehr dadurch, daß bei der Umwachsung des Dotters der rechte und hintere linke Blastodermrand sich nach Art einer Längsnaht von beiden Seiten zusammenlegen und damit die beiden Randsinushälften zu einem anfangs paarigen, später infolge von Verschmelzung unpaaren Längsgefäß werden. Der durch den linearen Schluß des Dotterloches gebildete distale Teil der Vene ist im Stadium unserer Fig. 795, einige Zeit nach den Verschluß des Dotterloches, noch paarig, wird aber später ebenfalls unpaar.

6. Vergleichendes.

Es soll zum Schluß versucht werden, die Blutanlage des meroblastischen Selachiereies auf diejenige eines holoblastischen Wirbeltiereies zurückzuführen. Wir wählen zu diesem Zwecke unter den Holoblastiern die Amphibien aus als diejenigen, deren Blutbildung am genauesten untersucht ist.

Der Erfolg einer solchen Vergleichung wird an erster Stelle davon abhängen, ob es gelingt, die jungen Blutanlagen der beiden Objekte von homologen Teilen des Eies abzuleiten. Diese Forderung ist nun in der That erfüllbar. Ich habe schon vor längerer Zeit (Rückert 1887) darauf hingewiesen, daß der blutbildende Mesoblast des vorderen Keimscheibenrandes von Torpedo dem unpaaren Mesoblastzipfel des ventralen Blastoporusrandes der Amphibien homolog ist und habe im Anschluß daran die Vermutung ausgesprochen, es möchte dementsprechend der ventrale Mesoblast der Amphibien ebenfalls Blutbildner sein. Diese letztere Annahme hat sich nun vollauf bewahrheitet, denn wie aus p. 1055 ersichtlich, geht der Blutstrang der Amphibien in der That aus dem ventralen Mesoblast hervor.

Der Blutstrang der Amphibien und die Blutinselkette der Selachier stammen also von homologen Teilen des Eies ab und sind daher selbst einander genetisch homolog.

Was Amphioxus anlangt, so hatte ich in meiner oben zitierten Arbeit (1887) die weitere Vermutung ausgesprochen, es möchten die Polzellen des Amphioxuses dem ventralen (vorderen) Mesoblast der Anamnier entsprechen. Einer weiteren Durchführung dieses Vergleiches stand jedoch der Umstand im Wege, daß Amphioxus keine Erythrocyten besitzt. Nun haben sich seitdem die Polzellen als nicht vorhanden herausgestellt, was gut zu unserer Auffassung von der Abstammung des Wirbeltierblutes stimmt: Amphioxus besitzt noch keinen ventralen Mesoblast und dementsprechend auch noch kein Blut.

Das blutbildende Material der Amphibien zeigt hinsichtlich seiner Abstammung noch in einem weiteren Punkt Uebereinstimmung mit dem Verhalten bei Selachiern. Der von der ventralen Urmundlippe ausgehende Mesoblast der Amphibien entsteht in Verbindung mit dem unter ihm liegenden dotterreichen Entoblast und spaltet sich von ihm sodann durch Delamination früher (Urodelen) oder später (Anuren) ab. Das Gleiche gilt für den Mesoblast des vorderen Keimscheibenrandes von Torpedo.

Diese Beziehung zum Entoblast ist offenbar eine ursprüngliche, denn sie findet sich nicht nur sehr verbreitet bei den Wirbeltieren vor, sondern sie ist eine besonders innige bei den Cyclostomen (Petromyzon), also derjenigen Form, bei welcher das rote Blut zum ersten Mal in der Vertebratenreihe auftritt. Woher das Material des Blutstranges von Petromyzon stammt, ist leider noch nicht völlig geklärt, aber es erscheint doch ziemlich sicher, daß es entweder ausschließlich oder vorwiegend aus dem Entoblast der Ventralseite des Eies hervorgeht. Unter der Voraussetzung, daß dem wirklich so ist, kommt man zu der Vorstellung, daß der ursprüngliche Mutterboden für das Blut der dotterreiche Entoblast der Bauchseite des Eies ist. Hiernach wäre der obige Satz über Amphioxus dahin zu verbessern, daß man sagt: Amphioxus hat noch keinen dotterreichen Entoblast und deshalb auch noch kein Blut. Das Blut ist mit der Erwerbung eines dotterreichen Entoblast, wie wir ihm zum ersten Mal bei den Cyclostomen begegnen, aufgetreten. Es sondert sich hier (Petromyzon) der Blutstrang direkt aus dem Entoblast ab. Bei den Gnathostomen (Selachier, Urodelen) würde sich der Vorgang insofern abgeändert haben, als hier das fragliche Material in noch undifferenziertem Zustand mit einer darüber befindlichen, vom ventralen Urmundrand ausgehenden Mesoblastwucherung verschmolzen ist und sich mit ihr zusammen von seiner entodermalen Unterlage ablöst. Dieses Gemisch von Urmundzellen und Entoblastmaterial bildet dann den ventralen Mesoblast der Selachier und Urodelen. Dabei bleibt es vorläufig offen, ob schon bei Petromyzon eine mesodermale Zellenwucherung der ventralen Urmundlippe auftritt oder nicht.

Die Vergleichung des vorderen Mesoblast der Selachier mit dem ventralen der Amphibien fußt auf der Annahme, daß der gesamte ringförmige Rand der Selachierkeimscheibe einem Urmundrand entspricht und daß die Selachiergastrula eine, wenn auch modifizierte, Discogastrula ist. Diese Auffassung steht im Widerspruch mit der von O. Hertwig früher und noch jetzt (in diesem Handbuch Bd. I, p. 808, 809 u. 1002) vertretenen Anschauung, nach welcher nur der Rand der hinteren Keimscheibenhälfte als Urmundrand anzusehen sei, weil nur an ihm das äußere Keimblatt durch Umschlag in das innere oder mittlere übergehe. Dem Vorderrand komme, weil an ihm derartige Prozesse fehlen, nicht die Bedeutung eines Blastoporus-, sondern nur die eines „Umwachsungsrandes" zu. Ich verweise demgegenüber auf meine frühere (1887), in diesem Handbuch (p. 1093) neuerdings wieder gegebene Beschreibung, aus welcher hervorgeht, daß am Vorderrand von Torpedo zur Zeit der Gastrulation und der Mesoblastbildung der Ektoblast durch Umbiegung zu-

erst in das primäre untere Keimblatt und später nach Auftreten des mittleren in dieses sich fortsetzt. Durch Verdickung des Randabschnittes der Keimblätter ist vorn sogar noch eine Lippenbildung angedeutet. Es finden sich hier also alle Charaktere, die von einem Blastoporusrand zu erwarten sind, und darf man somit den vorderen Keimscheibenrand von Torpedo als Urmundrand ansprechen. Allerdings ist er ein cänogenetisch modifizierter Blastoporusrand (RÜCKERT 1887), weil es an ihm nicht mehr zur Bildung eines Gastrulaspaltes kommt. Die Bezeichnung Umwachsungsrand aber sollte man für jenen späteren Zustand des Randes anwenden, in welchem sich dieser behufs der Dotterumwachsung dünn auszieht. Das ist eine Veränderung, die übrigens nicht nur der Vorderrand, sondern auch der Hinterrand, soweit er nicht in die Embryonalanlage aufgenommen wird, später erleidet.

Kehren wir zur Vergleichung der Blutanlage bei Selachiern und Amphibien zurück, so tritt uns ein anscheinend tiefgreifender Unterschied in Lage und Form derselben bei beiden Objekten entgegen. Bei Amphibien bilden sie einen an der Ventralseite des Eies gelegenen, longitudinal gerichteten, teils paarigen, teils unpaaren Streifen, bei Selachiern dagegen einen dem Keimscheibenrand entlang verlaufenden, hinten offenen Halbring. Eine kurze Ueberlegung zeigt aber, daß eine solche von der ventralen Blastoporuslippe ausgehende Anlage in einer Discogastrula keine andere Anordnung zeigen kann, als die eines Ringes. Man denke sich den Urmund des holoblastischen Eies durch einen mächtigen Dotterpfropf ausgeweitet und lasse von dessen jetzt ausgedehnter ventraler Lippe den Mesoblast und mit ihm die Blutanlagen ein Stück weit vordringen, so werden sie einen Halbring entlang dem Blastoporusrande bilden, der vom Rande aus nach innen sich erstreckt, gerade so wie bei Torpedo.

Erst wenn die Umwachsung des Selachiereies vollendet ist, wären die Blutinseln im stande, dieselbe Lage zu diesem einzunehmen wie zum Amphibienei. Aber um diese Zeit sind sie längst aufgelöst, und könnte höchstens ein aus ihnen hervorgegangenes oder zu ihnen gehöriges Gefäßrohr die postulierte Lage einnehmen.

Ein solches Gefäß wird nun in der That von den beiden Eiformen gebildet. Bei Amphibien (Urodelen) ist es ein Abschnitt der Dotterdarmvene (= der Subintestinalvene), der aus dem Blutstrang sich entwickelt. Das entsprechende Gefäß der Selachier ist offenbar der Randsinus, und seine Fortsetzung zum Embryo die Dottervene (Figg. 792 u. 793). Was die Abstammung dieses Selachiergefäßes anlangt, so bildet sich zwar nur der größere vordere Abschnitt des Rand sinus als Begleitgefäß der Blutinselkette aus, das hintere Stück nebst dem anfänglich noch kurzen Dottervenenstamm tritt dagegen kaudal von den eigentlichen Blutinseln auf, aber seine Anlage stellt die kaudale Fortsetzung der Blutinselkette selbst dar (p. 1105). Es steht dies letztere Verhalten völlig in Uebereinstimmung mit der Thatsache, daß bei Amphibien nur der vordere Teil des Blutstranges Blut liefert, während seine kaudale, zum Blastoporus reichende Fortsetzung als zellarme Anlage erscheint und lediglich das leere Endothelrohr erzeugt.

Daß diese in so übereinstimmender Weise zur Ausbildung kommenden Gefäßzüge der Amphibien und Se-

lachier einander homolog sind, wird durch die Lageveränderung, welche das Selachiergefäß bei der Umwachsung des Dottersackes erfährt, auf das klarste vor Augen geführt, denn hierbei wandelt sich der Randsinus, indem seine beiderseitigen Hälften sich vereinigen, in eine mediane Längsvene des Dottersackes um (p. 1118). Die so gebildete definitive Dottervene (Fig. 795) entspricht nach Lage und Verlauf der Amphibienvene. Erst durch die Umwachsung des Dotters erhält somit das meroblastische Ei die Möglichkeit, die durch die Discogastrula bedingte Verlagerung des blutbildenden Gefäßzuges wieder auszugleichen, und es gleicht sie thatsächlich in der erwarteten Weise aus. Wenn nach der Umwachsung des Dotters die Blutinseln noch vorhanden wären, so würden sie einen an der Ventralseite des Dotters gelegenen Längsstrang bilden wie bei den Amphibien.

Einen weiteren Beleg für die Homologie der beiden Gefäße darf man in dem Verhalten ihrer hinteren Enden zu dem vom Dotter abgetrennten Kaudalabschnitt des Embryo erblicken. Die Dottervene der Amphibien gabelt sich hinten und biegt, indem sie den Blastoporus umgreift, in den Schwanz des Embryo ein, um hier als „Kaudalvene" oder Subintestinalis des Schwanzes nach hinten weiter zu laufen. Ebenso verhält sich die Selachiervene. Sie zieht dem Urmundrande entlang und biegt von diesem — und zwar anfänglich (Fig. 792) direkt von ihm — in den vom Dotter abgetrennten Kaudalteil des Embryo (Hinterrumpf und Schwanz) ein, wobei sie sich in die Subintestinalis dieses Körperabschnittes kaudal fortsetzt (Figg. 792 u. 793). Die Vene auf dem Dotter des Selachiereies der Fig. 793 muß also als ein Teil des Subintestinalvenenzuges aufgefaßt werden, wie dies für die Dottervene der Amphibien schon geschieht. Und zwar ist sie die Subintestinalis für dasjenige Stück des Embryo, welches mit dem Dotter in Verbindung steht. Es ist sehr bezeichnend, daß gerade dieses mit dem Dotter verbundene Mittelstück des Embryonalkörpers (Vorderrumpf) bei Torpedo anfänglich [1]) keine eigene Subintestinalvene entwickelt, während doch der vom Dotter abgetrennte Endabschnitt des Körpers eine solche ausbildet (Fig. 746). Das entsprechende Venenstück liegt eben draußen auf dem Dotter, wie es einem Ventralgefäß zukommt, und zwar soweit ventral zum gesamten Ei, als es für eine zellige Anlage überhaupt möglich ist, nämlich am Rand des Blastoderms als „Randvene".

Nur darin scheint ein auffälliger Unterschied zwischen der Amphibien- und der Selachiervene zu bestehen, daß die letztere im Gegensatz zur ersteren an ihrem Vorderende nicht mit dem Herzen verbunden ist. Diese Differenz thut der hier durchgeführten Homologisierung indes keinen Eintrag, denn die betreffende Verbindung ist auch bei den Amphibien keine primäre, sondern stellt sich erst nachträglich her. Eine nähere Würdigung dieses Verhältnisses würde indes eine Vergleichung der ersten Anamniervenen in weiterem Umfange nötig machen, als sie an diesem Orte möglich ist.

Auch bei Petromyzon entwickelt der Blutstrang (s. oben) ein Längsgefäß, das aber später wieder zu Grunde geht. Es ist ebenso

1) Das betreffende Stück der Längsvene des embryonalen Körpers entsteht nachträglich und aus anderer Quelle, wie in einer speziellen Arbeit gezeigt werden soll.

gut wie die Bauchvene der Amphibien dem Randsinus der Selachier homolog, mit dessen Jugendform es auch durch den Mangel einer Endothelwand übereinstimmt.

B. Squaliden. (Während des Druckes umgearbeitet.)

Während die frühen Stadien der extraembryonalen Gefäßentwickelung der Squaliden noch der Bearbeitung harren, ist die Ausbildung des Dotterkreislaufes für diese Unterordnung der Selachier wiederholt zusammenhängend beschrieben worden. Zum ersten Mal geschah dies in BALFOUR's bekannter Monographie, worüber in Bd. III dieses Handbuches p. 119 berichtet ist. BALFOUR's Angaben wurden dann durch H. VIRCHOW (1895, 1897) erweitert und verbessert. Leider ist VIRCHOW's Darstellung infolge des Fehlens von Figuren etwas schwer verständlich. Diesem Mangel hilft eine soeben erschienene, mit schönen und naturgetreuen Abbildungen versehene, eingehende Beschreibung von HOCHSTETTER (1905) ab, die sich auf Scyllium stellare bezieht.

Stellt man die Angaben dieser Forscher den von mir bei Torpedo gewonnenen Resultaten gegenüber, so ergiebt sich, daß die Squaliden und Rajiden in Bezug auf die Entwickelung ihres Dotterkreislaufes stärker voneinander abweichen als man nach ihrer sonstigen Verwandtschaft annehmen sollte. Indessen lassen sich doch alle Unterschiede im Grunde durch das gleiche Erklärungsprinzip, nämlich die in beiden Gruppen sehr verschieden rasche Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm, leicht verständlich machen.

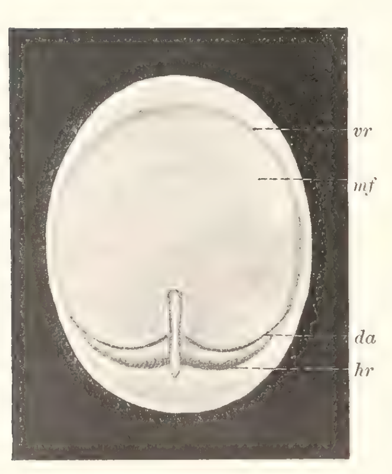


Fig. 796. Ei von Scyllium stellare. Embryo 3,8 mm. (Nach HOCHSTETTER.) *vr* Vorderrand des Blastoderms. *hr* Hinterrand des Blastoderms mit der Anlage der Dottervene. *da* Dotterarterie. *mf* mesodermfreie (gefäßfreie) Zone des Blastoderms.

Das auffallendste Merkmal in der Anordnung des jungen Gefäßbezirkes von Scyllium besteht darin, daß diese Zone nach HOCHSTETTER einen nur auf den Hinterrand des Blastoderms beschränkten schmalen Streifen einnimmt, der durch die Embryonalanlage in eine rechte und linke sichelförmige Hälfte zerlegt wird (Fig. 796). Am vorderen, d. h. dem gegen das Innere des Blastoderms gewendeten Rande des Streifens liegt die Dotterarterie (*da*), welche somit wie bei Torpedo die Area vasculosa gegen die gefäßfreie Zone des Blastoderms abgrenzt. Am hinteren, mit dem Saum des Blastoderms zusammenfallenden Rand ist auf Schnitten die Anlage der Dottervene zu erkennen, welche also, ebenfalls wie bei Torpedo, ein Randgefäß ist (*hr*). Im Innern der Area, zwischen den beiden sie einsäumenden Gefäßen, befinden sich die Blutinseln bezw. Anlagen leerer Endothelröhren (Ka-

pillaren). Dieser Gefäßhof besitzt also genau die nämliche Anordnung seiner Einzelbestandteile wie derjenige von Torpedo (Figg. 792 u. 793) und unterscheidet sich von diesem nur durch seine geringere Ausbreitung, insofern er keinen geschlossenen Ring, sondern einen nach vorn offenen Halbring bildet, welcher die hier ungemein große gefäßfreie Zone (*mf*) nur von hinten umfaßt. Was für die ganze Area vasculosa, das gilt selbstverständlich auch für deren beide Gefäßzüge: weder die Arterie noch die Vene sind in diesem Ausgangsstadium zu einem Ring wie bei Torpedo geschlossen, sondern bilden vorn geöffnete Halbringe.

Diese eigentümliche Lagerung des Gefäßhofes von Scyllium st. scheint auf den ersten Blick im Widerspruch mit der oben durchgeführten Ableitung des Blutes von einem ventralen, unpaaren Mesoblast zu stehen und vielmehr auf das Vorhandensein eines vorn unterbrochenen, also paarigen Urmundmesoblastes bei Squaliden hinzuweisen. In der That geben auch Rabl für Pristiurus und C. K. Hoffmann für Acanthias ein Fehlen des Mesoblast am vorderen Keimscheibenrand an, eine Ansicht, die auch in diesem Handbuch von O. Hertwig vertreten wird.

Auf der anderen Seite behauptet jedoch H. Virchow mit aller Bestimmtheit einen vorn geschlossenen, ringförmigen Mesoblast, wie er bei Torpedo existiert, auch für Pristiurus (1895) und Scyllium (1897). Es scheint aus seinen Angaben hervorzugehen, daß er für diese Squaliden im Stadium der Fig. 796 sogar einen vorn geschlossenen Gefäßbezirk annimmt, wenn sich auch aus denselben nicht ersehen läßt, wie dieser jedenfalls sehr schmale und reduzierte vordere Abschluß der Gefäßzone gebaut ist, ob er Blutinseln und vielleicht auch Anlagen für die Ringgefäße besitzt.

Weitere Untersuchungen müssen diese Frage klarstellen. Was sich dabei auch ergeben mag, für jeden Fall läßt sich die Anordnung bei Squaliden leicht von derjenigen bei Torpedo ableiten: Die frühzeitige Umwachsung des Dotters bei Squaliden bringt es mit sich, daß die Keimscheibe noch vor der Fertigstellung der Gefäßzone stark nach vorn auswächst, wodurch die Ausbildung der letzteren am vorderen Keimscheibenrand beeinträchtigt wird. Dieser Einfluß könnte sich schon so frühzeitig geltend machen, daß es gar nicht zum Auftreten eines Vorderrandmesoblastes kommt, weil das für ihn zur Verfügung stehende Zellenmaterial schon vorher bei der Ausbreitung des Vorderrandes aufgebraucht oder weithin zerstreut wird, eine Annahme, welche mit den Angaben von Rabl und Hoffmann harmonieren würden. Oder aber der Vorderrandmesoblast würde zwar noch auftreten (H. Virchow), jedoch sich vorerst nicht zu einer typischen mit Blutinseln und zwei Ringgefäßen versehenen Gefäßzone ausbilden können, weil das Material für diese Anlagen durch die Dehnung des Randes auseinandergezogen bezw. unterbrochen wird.

Nachdem ein ringförmig geschlossener Mesoblast am ventralen Blastoporusrand sich nicht nur bei Torpedo, sondern auch in der aufsteigenden Reihe der Wirbeltiere, bei Amphibien und, wie wir sehen werden, bei Reptilien findet, ist anzunehmen, daß er nicht eine Spezialität nur der Rajiden darstellt, sondern daß er vielmehr ursprünglich allen Selachiern, auch den Squaliden zukommt. Tritt er bei letzteren nicht in Erscheinung, so ist das eine Abänderung der ursprünglichen

Entwickelungsweise, die durch die rasche Dotterumwachsung bedingt ist. Damit soll selbstverständlich die letztere selbst nicht etwa als ein cänogenetischer Vorgang gegenüber der langsamen Umwachsung von Torpedo hingestellt werden. Im Gegenteil, die verspätete Ausbreitung des Blastoderms von Torpedo ist der von der ursprünglichen holoblastischen Entwickelung weiter abliegende Modus. Aber sie ermöglicht es, daß der vordere Blastodermrand sich eine Zeitlang ungestört entwickelt, so daß er sowohl in Bezug auf seinen Urmundcharakter, durch Ausbildung eines deutlicheren Umschlagsrandes, als hinsichtlich der Mesoblast- und Gefäßbildung primitivere Verhältnisse zu Tage fördern kann. Es ist dies ein Beispiel, wie Palingenese und Cänogenese bei ein und demselben Entwickelungsvorgang ineinander greifen können.

Was die spätere Entwickelung des Dotterkreislaufes der Squaliden anlangt, so sollen noch einige weitere Vergleichspunkte mit Torpedo hervorgehoben werden, was freilich in kurzer Behandlung und ohne eigene Abbildungen schwer verständlich zu machen ist:

Erst nach weit vorgeschrittener Umwachsung des Dotters, wenn der Blastodermrand schon den größeren Teil desselben umgreift und sich zur Bildung des Dotterloches wieder zusammenzieht, tritt an diesem Rande, offenbar infolge von Konzentration der schon vorhandenen Anlagen, der Randsinus als geschlossener Ring deutlich hervor.

In geringer Entfernung vom Venenring bilden jetzt auch die nach hinten umgebogenen Endabschnitte der beiden Arterien, oder richtiger der beiden Aeste der längst zu einem gemeinsamen Stamm vereinigten Arterien, einen zweiten, arteriellen Ring (vergl. Bd. III, Fig. 134). Derselbe nimmt zur Vene eine Lage ein, welche derjenigen bei Torpedo entspricht, denn er liegt weiter innen im Blastoderm als der Venenring, der dem Blastodermrande angehört. Er umfaßt aber jetzt den Venenring selbstverständlich von außen, nachdem dieser den Eiäquator überschritten hat, während er bei Torpedo, wo er in der noch kleinen Keimscheibe auf der oberen Fläche des Eies liegt, umgekehrt vom Venenring umschlossen wird (Fig. 793). Bei Torpedo löst sich der Arterienring entsprechend der verzögerten Ausbreitung des Blastoderms schon lange vor der Umwachsung des Eiäquators auf (Fig. 794), während er sich bei den Squaliden noch weit über das Stadium des Dotterlochschlusses hinaus erhält (Bd. III, Fig. 135).

Der Venenring dagegen verhält sich von jetzt ab bei beiden Objekten gleich, indem er sich beim linearen Schluß des Dotterloches in eine anfänglich paarige, später unpaare Längsvene umwandelt, welche das bereits gebildete proximale Stück der Dottervene distal verlängert (Fig. 795 u. Bd. III, Fig. 135).

Während bei Torpedo die mesoblast- oder gefäßfreie Zone auf der kleinen Keimscheibe durch Verbreiterung der Gefäßzone eingeengt wird, und ihr Ueberrest sich dann alsbald vaskularisiert, wird bei den Squaliden umgekehrt durch die rasche Ausbreitung des Blastoderms über den Dotter die gefäßfreie Zone ganz bedeutend ausgezogen, so daß sie im Stadium des Dotterloches den größeren Teil des gesamten Blastoderms einnimmt. Die Folge davon ist, daß das vom Blastoderm umschlossene Ei nun auch noch von dem Gefäßbezirk eigens umwachsen werden muß, während bei Torpedo Blastoderm und Gefäßzone zusammen den Dotter umwachsen. Bei den Squaliden besteht diese Gefäßumwachsung darin, daß die Area vasculosa unter Vorantritt des

gegabelten Arterienstammes sich zunächst nach vorn über den Kopf des Embryo hinaus und sodann über den vorderen und unteren Umfang des Eies hinweg nach hinten zu ausbreitet, bis sie daselbst mit einem hinteren, zungenförmig sich ausziehenden Gefäßfeld zusammentrifft, das sich schon vorher vom kaudalen Blastodermrand aus mit der Dottervene über den hinteren Eiumfang herabgesenkt hatte.

So kommt schließlich die gleiche Anordnung zu Stande, wie sie bei Torpedo schon durch den Schluß des Dotterloches bewerkstelligt wird: nämlich zwei Längsgefäße, ein vorderes arterielles und ein hinteres venöses, die vom Embryo aus gegen die untere Eifläche zu einander entgegenstreben (Fig. 136, Bd. III und Fig. 795).

II. Teleostier.

Die erste Entwickelung des Herzens, der Gefäße und des Blutes.

Von **S. Mollier.**

Hierüber haben in neuester Zeit Swaen und Brachet (1899 u. 1901) eingehende Untersuchungen veröffentlicht.

Bei Forellenembryonen mit etwa 7 Urwirbeln sind am Mesoblast zwei Abschnitte zu erkennen, ein innerer oder Urwirbelabschnitt und ein äußerer, die primäre Seitenplatte.

Bei weiterer Entwickelung bleiben im Bereiche des 1.—5. Urwirbels (vordere Region) die voneinander getrennten Segmente mit der Seitenplatte noch lange im Zusammenhang. Von letzterer trennt sich mit den Urwirbeln gleichzeitig der an die Segmente angrenzende Teil als intermediäre Lamelle ab.

Der Rest heißt sekundäre Seitenplatte.

Im Bereiche des 6.—10., vielleicht 15. Urwirbels (mittlere Region) lösen sich die gebildeten Urwirbel gleichzeitig voneinander und von der primären Seitenplatte ab, und diese dringt wie ein Keil zwischen Urwirbel und Hypoblast vor, um hier eine starke Zellmasse mit dreikantigem Querschnitt zu bilden, die sich hierauf als intermediäre Zellmasse abtrennt.

In der hinteren Region des Embryo (kaudal des 10. oder 15. Urwirbels) schnürt sich der segmentierte Abschnitt des Mesoblastes als einheitliche Masse von der primären Seitenplatte ab, die wie im mittleren Abschnitt darauf eine intermediäre Zellmasse bildet.

Vor dem 1. Urwirbel kann man am unsegmentierten Mesoblast des Kopfes gleichfalls diese Teilung nachweisen, so daß sich also die intermediäre Zellmasse des Rumpfes in eine ebensolche Lamelle des Kopfes fortsetzt.

Dieser scharf bestimmbare, topographisch gleich liegende Abschnitt des embryonalen Mesoblasts, die intermediäre Zelllamelle und Zellmasse ist nach den Autoren das einzige Material, aus dem das Herz, die Gefäße und das Blut im Embryo entstehen.

Die Entwickelung des Herzens.

Die Figg. 797—802 stellen die Herzentwickelung nach der Beschreibung von Swaen und Brachet dar.

Auf der ersten Figur ist die Dreiteilung des Kopfmesoblastes erkennbar.

Der intermediäre Abschnitt (*im*) rückt mit der beginnenden Einfaltung des Kopfdarmes in die Lage der Fig. 798 und zeigt, worauf die Autoren freilich wenig Gewicht legen, eine innige Verbindung

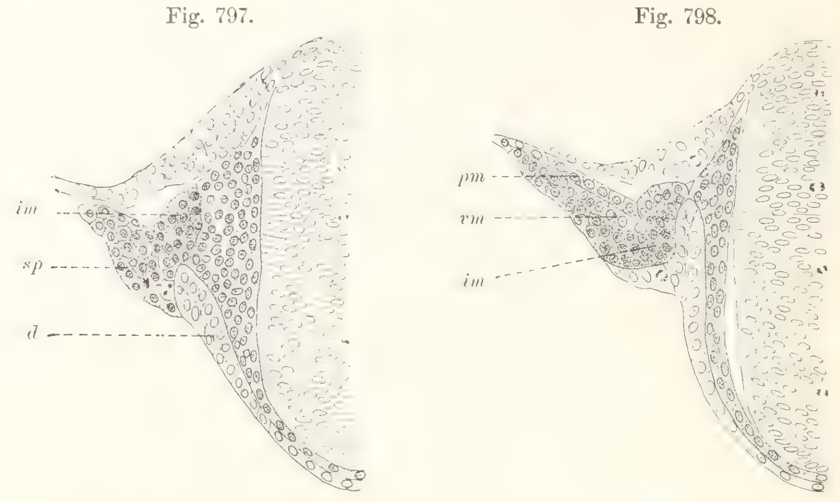


Fig. 797 und 798. Zwei Querschnitte durch einen Forellenembryo mit 13 Urwirbeln nach Swaen und Brachet (1899). *im* intermediäre Zellmasse (Lamelle) des Kopfes. *pm—vm* parietales-viscerales Blatt der Seitenplatte. *sp* Seitenplatte. *d* Darm.

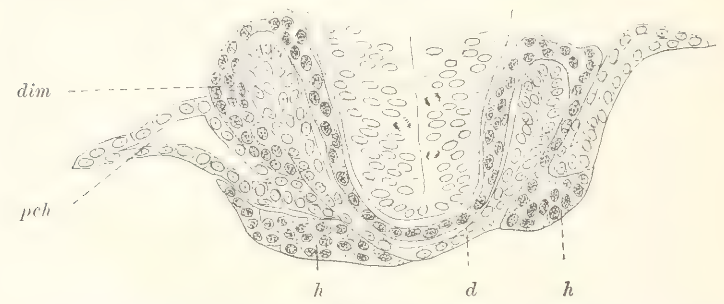


Fig. 799. Querschnitt durch einen Forellenembryo mit 15 Urwirbeln nach Swaen und Brachet (1899). *dim* dorsaler Teil der intermediären Zellmasse. *pch* Pericardialhöhle. *h* Herzmasse. *d* Darm.

mit der Splanchnopleura (*vm*) der Seitenplatte. Diese hat ihre Zellen jetzt in zwei epitheliale Blätter geordnet, die an manchen Stellen schon unter Bildung der Pericardialhöhle auseinanderweichen.

Ist der Kopfdarm seinem Schluß nahe (Fig. 799), so wird durch die median vordringende Seitenplatte die intermediäre Zellmasse in ein dorsales und ein ventrales Stück geteilt. Das letztere ist die Herzmasse.

Diese liegt jetzt zwischen Darm, Pericard und Dotter.

In diesem Raum nähern sich die beiderseitigen Anlagen (Fig. 800) und verschmelzen zu einer einzigen Zellmasse, die gleichzeitig einen mesenchymatösen Bau erhält (Fig. 801).

Durch Zusammenfluß der kleineren Hohlräume zu einer einzigen weiten Lichtung entsteht das primitive Herzrohr und die bisher rund-

lichen oder ovalen Zellen ziehen sich zu den bekannten flachen Endothelzellen aus, welche die Wandung des Rohres bilden (Fig. 802).

Es wird aber nicht die ganze Herzmasse dazu verbraucht, sondern eine ventrale Schicht von Zellen bleibt außerhalb der Herzwand unverbraucht liegen (Fig. 802).

Diese Zellen trennen sich voneinander und verteilen sich unter der Pericardialwand. Sie rücken auch hinaus auf den Dotter und sind dann in dem Raum zwischen Dotter und Ektoblast vereinzelt oder in Gruppen zu finden.

Die erste Beobachtung dieser Zellwanderung aus dem Embryo hinaus auf den Dotter gelang Wenckebach (1886).

In diesen Raum eröffnen sich auch die auf der Fig. 802 sichtbaren Venenschenkel des Herzens.

Diese Darstellung der Herzentwickelung stimmt in den meisten Punkten mit der erst gegebenen fundamentalen Beschreibung von Oellacher (1873) überein. Ebenso weicht sie nicht wesentlich von den Beschreibungen ab, die später Ziegler (1887), Henneguy (1888), Wenckebach (1886) und Sobotta (1894) gaben, nur bietet sie genauere Einzelheiten.

Sie bringt aber auch insofern wesentlich Neues, als nach den Autoren das Zellmaterial für die Herzanlage von einem bestimmt abgrenzbaren Teil des Mesoblastes geliefert werden

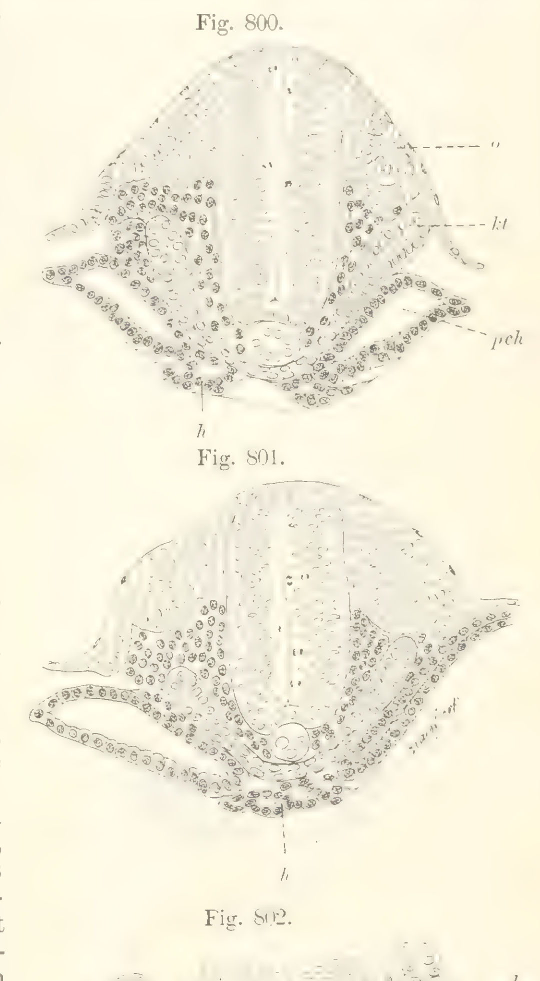


Fig. 800 u. 801. Zwei Querschnitte durch einen Forellenembryo mit 19 Urwirbeln nach Swaen und Brachet (1899). *kt* Kiementasche. *o* Ohrbläschen.

Fig. 802. Querschnitt durch die Herzanlage eines Forellenembryos mit 26 Urwirbeln nach Swaen und Brachet (1899). *vs* Venenschenkel des Herzens. *d* Darm. *pch* Pericardhöhle. *h* Herz.

soll, welcher seiner Lage nach mit dem intermediären Abschnitt des Rumpfmesoderms verglichen werden und zur Seitenplatte gerechnet werden kann.

Diese Ableitung scheint aber wenig sicher begründet. Oellacher, Wenckebach und auch Sobotta sagen nur, daß von den Mesodermmassen des Kopfes, in welche die Kiementaschen eindringen, Zellen um den Darm herum an die ventrale Seite auf den Dotter gelangen.

Denken wir nun daran, daß bei den Embryonen aller anderen Wirbeltierklassen die Zellen für die Herzanlage entweder aus der anfänglich schon verdickten visceralen Lamelle des Pericards (Herzplatte) oder aber aus dem Entoderm stammen, so muß diese Möglichkeit doch auch in Betracht gezogen werden.

Swaen und Brachet schildern nun diesen Vorgang der Zellabspaltung von Seite der verdickten Pericardialwand bei Forellenembryonen mit 13 Urwirbeln und jüngeren sehr genau und sagen, daß diese Zellen sich denen des intermediären Mesoblastabschnittes beimengen.

Sie bestätigen damit eine Beobachtung Henneguy's, der freilich von diesen Zellen allein das Herzendothel sich bilden läßt.

Später aber wird diese Thatsache außer acht gelassen und das Herz, wie die Gefäßzellen nur von der intermediären Zellmasse abgeleitet.

Ist aber die Herzanlage anfänglich von der visceralen Seitenplatte nicht abgrenzbar, so fehlt auch der Annahme, daß das Herz, alle Gefäße und das Blut aus einem frühzeitig und gleichartig lokalisierten Mesodermabschnitt hervorgehen, der giltige Beweis.

An einer anderen Stelle ihrer Arbeit sagen die Autoren, daß sich die Zellen der Herzmasse kaum von den Zellen des Entoderms unterscheiden lassen und daß sie früher deshalb auch einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden angenommen hätten.

Es scheint darnach auch eine Beteiligung des Entoblastes an der Herzbildung nicht unmöglich.

Jedenfalls bietet das Objekt auch in dieser Hinsicht der Untersuchung außerordentliche Schwierigkeiten, und der immerwährende Streit, ob das Herz aus dem Meso- oder Entoblast hervorgeht, ist ein Beweis dafür.

So energisch sich zuletzt Swaen, Brachet und Sobotta für eine rein mesodermale Entstehung des Herzens ausgesprochen haben, so liegen andererseits wieder neue Angaben von Nöldecke (1899) und His (1900) vor, zu Gunsten einer Bildung vom Entoderm.

Ich glaube, daß der Annahme einer ausschließlich entodermalen Entstehung des Herzens bei allen Knochenfischen, wie sie His vertritt, doch unwiderlegte gegenteilige Beobachtungen so gegenüberstehen, daß jene Anschauung, welche eine mesodermale wie entodermale (gegebenen Falles eine gemischte) Entstehung des Herzens vertritt, vorsichtiger ist und mehr Wahrscheinlichkeit besitzt.

Jedenfalls verdient die Beobachtung von Nöldecke Beachtung, nach welcher bei Salmo salar die Herzanlage sowohl aus mesodermalem wie entodermalem Zellmaterial hervorgeht.

Eine genaue Kenntnis der Mesodermbildung im vorderen Bereiche der Embryonalangabe wird wohl erst die Grundlage für eine definitive Entscheidung dieser Frage abgeben (siehe auch p. 1148).

In jüngster Zeit veröffentlichte Sobotta (1902) eine im Jahre 1898

fertiggestellte Arbeit in der alten Fassung, ohne auf die mittlerweile erschienenen Veröffentlichungen Rücksicht zu nehmen.

Er leitet die Herzzellen wie früher (1894) vom Kopfmesoderm ab, und zwar aus einem Mesodermteil, der die Fortsetzung der Urwirbel darstellt.

Von dem Pericardialepithel sowohl, wie vom Entoderm sollen die Endocardzellen stets scharf getrennt sein.

Ich kann diese Annahme einer dorsoventralen Bildung des Herzens aus dem Kopfmesoderm im Anschluß an die gleichzeitig entstehenden Kiemenarterien nicht teilen und schließe mich den Bedenken NÖLDECKE's an.

Ich sehe aber auch in der Fig. 2, Taf. XXVII/XXVIII SOBOTTA's, die zur Begründung seiner Auffassung abgebildet ist, keinen Beweis derselben, denn der Schnitt geht durch die Mitte des Ohrbläschens, wenn nicht weiter kaudal durch dasselbe, und die Herzanlage ist in diesem Stadium des geschlossenen Kiemendarmes bei der Forelle schon lange über die erste Bildung hinaus, liegt aber weiter kranial, fast ganz vor dem Ohrbläschen.

In jüngeren Stadien aber ist die Gruppe der ersten Herzzellen von der verdickten Pericardialwand nicht abgrenzbar (BRACHET 1899).

Sie trennt sich aber allerdings wie immer bald davon ab und verliert hierauf ihre scharfe Grenze gegen das Entoderm (NÖLDECKE), falls nicht gleich von vornherein eine solche Abgrenzung fehlt.

Ich möchte darauf aufmerksam machen, daß sich in der rasch zunehmenden Zellengruppe schon im Stadium des Kopfdarmschlusses ein auf dem Querschnitt rundlicher Zellenstrang von dem übrigen Teil der Masse durch die Zusammenfügung seiner Elemente heraushebt und daß dieser Strang nicht so weit kranial zu verfolgen ist als der Rest der Zellmasse.

Vielleicht liegt hierin schon die spätere Teilung des Zellmaterials ausgesprochen, die einerseits zur Lieferung der Herzendothelzellen und andererseits zur Abgabe einer großen Zahl freier Zellen auf die Dotteroberfläche führt.

Diese Zellen erwähnt SOBOTTA nicht. Wenn er auch die zu einer bestimmten Entwickelungszeit vorhandene außerordentlich zellreiche Anlage des Herzens bei der Forelle nicht kennt, die tief in den Dotter sich eindrückt (Fig. 821) und weit mehr Zellen enthält, als später den Herzendothelschlauch aufbauen, so müßte er doch später unter dem epithelial geschlossenen Herzschlauch und vor allem kranial davon die zahlreichen, hierzu nicht verwendeten Zellen des früheren dicht gefügten Stranges wie viele andere Autoren (ZIEGLER etc.) gesehen haben (p. 1149).

Es war dieser Abschnitt über die Herzentwickelung bei Teleostiern schon verfaßt, als E. H. GREGORY's (1902) und später BOEKE's (1903) Arbeiten erschienen.

An außerordentlich schönen Präparaten weist GREGORY nach, daß in Stadien vor der Herzentwickelung, an der Stelle der späteren Anlage desselben, Entoderm und Mesoderm zu einer indifferenten Zellmasse, einem lateralen Mesentoderm, zusammenfließt.

Mit der späteren Sonderung des Entoderms vom Mesoderm wird die Herzzellengruppe frei, so daß dieselbe nur von diesem Mesoderm abgeleitet werden kann.

GREGORY kommt zu dem Schlusse, daß es bei Salmoniden und

Cyprinoiden kein sicheres Merkmal giebt, von welchem Keimblatt das Herzendothel seine Entstehung nimmt. Er korrigiert deshalb die Auffassung Nöldecke's, daß die Herzzellen sowohl aus mesodermalen wie entodermalen bestehen, und sagt: „Es ist also eine indifferente Zellmasse, weder Entoderm noch Mesoderm, noch auch eine Mischung von entodermalen und mesodermalen Zellen, welche dem Endocard seinen Ursprung geben."

Auch diese neueste Darstellung spricht wieder gegen die Auffassung, daß Zellen des Kopfmesoblastes ventral herabrücken, um die Herzanlage zu bilden.

Freilich erledigt auch die Untersuchung Gregory's die Frage der Herzentwickelung nicht ganz, weil die beiden verschiedenartigen Anteile, die in der sog. Herzmasse stecken, unberücksichtigt bleiben.

Eine ganz eigenartige Entwickelung des Herzens beschreibt Boeke bei Muränoiden.

Er leugnet zunächst hier das Vorkommen eines lateralen Mesentoderms im Sinne Gregory's. Wenn er aber diese Auffassung auf eine weniger gute Fixierung der lateralen Meso- und Entodermzellen zurückführen will, so muß man doch bei einem Vergleich der Bilder Boeke's und Gregory's die Konservierung des von Gregory verwendeten Embryonenmaterials als die weit bessere anerkennen. Boeke bestätigt die Entstehung des Herzens aus einer intermediären Zellmasse (Swaen und Brachet) auch für die Muraenoiden.

Wie aber der Autor diese ersten Herzzellen von der Pericardialwand abgrenzen und als etwas Selbständiges auffassen will, ist mir sowohl aus der Beschreibung, wie aus der Betrachtung seiner Textfiguren unklar geblieben. Seine Fig. 29 auf Taf. IX zur Demonstration der „Portion moyenne" des Mesoderms und der Anlage des Herzendothels ist aber einem viel zu alten Embryo entnommen, um über die Genese der ersten Herzzellen Auskunft geben zu können.

Daß Boeke seiner Sache nicht ganz sicher ist, geht aus der Bemerkung hervor, daß vielleicht auch noch einige Entodermzellen in die Bildung des Herzens eingehen.

Viel wichtiger ist die Beobachtung Boeke's, daß bei der Herzanlage noch eine zweite Bildungsquelle in Betracht kommt.

Er findet nämlich, daß die unter der Herzanlage sichtbaren, dem Periblast lose aufliegenden Zellen, welche von früheren Autoren schon beschrieben wurden, sich am venösen Ostium des eben gebildeten Herzrohres aneinander legen und so die Endothelbekleidung dieses kaudalen Herzabschnittes liefern.

Die Beobachtung des lebenden Objektes lehrt, daß diese Zellen zwar zum Teil ebenfalls aus dem Kopfmesoderm stammen, daß jedoch ein Teil derselben über die Oberfläche des Dotters von der Umgebung des Blastoporus herkommt, daß sie als wahre Wanderzellen über die Oberfläche des Dotters kriechen.

An Schnitten erkennt man, daß von dem ganzen Rande des Blastoporus einzelne Zellen sich aus dem Verband des Mesoderms lösen und über den Dotter zur Herzanlage wandern.

Die meisten derselben gehen allmählich mit kaudaler Verlängerung der Herzanlage in diese ein. Ein Teil bleibt außerhalb des Herzrohres liegen. Boeke vergißt aber zu sagen, was aus ihnen wird.

Ich werde auf diese Angaben Boeke's später zurückkommen.

Um eine Vorstellung über die Lage des primitiven Herzschlauches bei verschiedenen Teleostierembryonen zu ermöglichen, dienen die Fig. 803 und 804.

Es sei hier darauf hingewiesen, wie durch den Dotter die An-

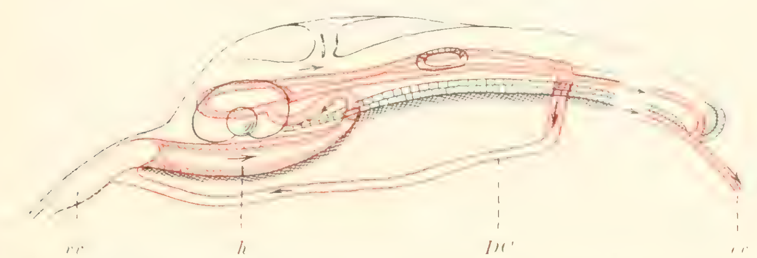


Fig. 803. Beloneembryo, 3½ Tage alt, von der linken Seite gesehen, nach WENCKEBACH (1886). *vv* Vena vitellina. *h* Herz. *DC* Ductus Cuvieri.

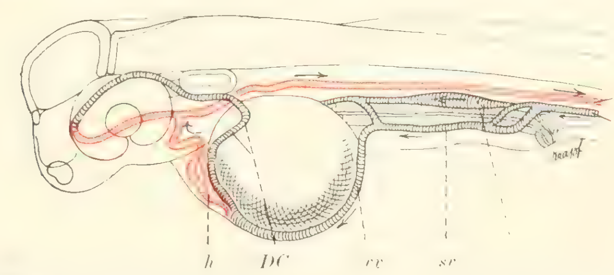


Fig. 804. Embryo von Gobius niger kurz vor dem Ausschlüpfen nach WENCKEBACH (1886). *h* Herz. *DC* Ductus Cuvieri. *vv* Vena vitellina. *sv* Vena subintestinalis.

lage des Herzens manchmal bis unter das Auge verschoben erscheint und daß die Stellung des ersten Herzrohres wechselt. Bald liegt das arterielle Ende vorn, das venöse hinten, wie bei den Embryonen aller anderen Wirbeltiere, bald steht es senkrecht zur Körperlängsachse, das arterielle Ende dorsal, das venöse ventral, oder es nimmt dasselbe eine der ersten entgegengesetzte Lage ein, das arterielle Ende nach hinten, das venöse nach vorn.

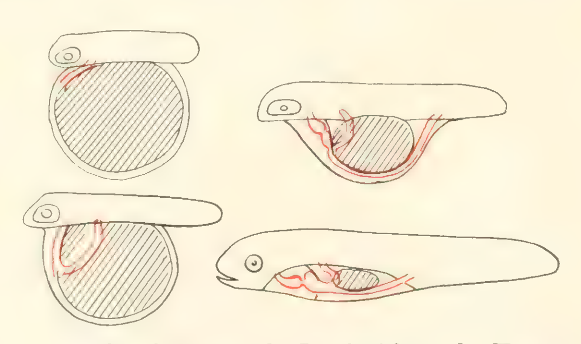


Fig. 805. Schemata, die Lagebeziehung des Herzens zum Embryo und Dotter erklärend, nach WENCKEBACH (1886).

Es hängt dieser Wechsel, wie bekannt, mit der früheren oder späteren und mit der verschieden raschen Abhebung des embryonalen Kopfes vom Dotter ab.

Wie das Herzrohr aus der letzterwähnten Stellung durch allmähliche Verkleinerung des Dotters und Abheben des Kopfes in die definitive umgekehrte Lage übergeht, erklären die Fig. 805 Wenckebach's.

Den älteren Embryologen war das Herz erst als gekrümmter Schlauch bekannt. So schildern es z. B. Rathke (1832) und v. Baer (1835). Nähere Angaben über seine Entstehung gab zum erstenmal Vogt (1842) in seiner Arbeit über die Entwickelung der Salmoniden. Er sah in der 3. Woche nach der Befruchtung bei Corregonusembryonen die Anlage des Herzens als einen soliden Zellhaufen, der an der Unterfläche des Embryo zwischen Auge und Ohr gelegen, sich tief in den Dotter einsenkt. Die Zellen der Herzanlage unterscheiden sich in nichts von den übrigen Embryonalzellen und sie weichen später zur Bildung der Herzhöhle auseinander. Vorher sind aber an dem soliden Herzen schon langsame Kontraktionen erkennbar. Diese werden energischer und rhythmischer mit dem Auftreten der Herzhöhle, die zunächst bloß von einer durchsichtigen Flüssigkeit erfüllt ist, in der manchmal einzelne Zellen schwimmen. Bald darauf finden sich dann auch Blutzellen darin.

Ueber die Bildung der Pericardialhöhle und ihrer Wände ist Vogt im unklaren geblieben. Er läßt sie viel später als die erste Herzanlage entstehen und die Decke derselben ist nach ihm die Epidermis. Er hat also das parietale Blatt des Mesoderms (Hautfaserplatte) nicht gekannt und vielleicht die viscerale Lamelle des Pericards mit der Herzwand verwechselt.

Erst 10 Jahre später finden wir weitere Angaben hierüber. Lereboullet (1854) untersuchte die Entwickelung des Hechtes, bringt aber in Bezug der Herzbildung nichts Neues. Erwähnenswert ist, daß er die Herzbeutelhöhle vor der Anlage des Herzens gebildet fand, ebenso bei Embryonen von der Forelle, während beim Barsch dies umgekehrt sei.

Lereboullet (1854) fand beim Hechtembryo die Herzbeutelhöhle vor dem Sichtbarwerden der Herzanlage gebildet und das Herzrohr schien ihm gegen den Dotter hin offen zu sein.

Aubert (1856) bestätigte die ersterwähnte Beobachtung und giebt eine sehr gute Schilderung der Entwickelung des Herzbeutels und der späteren ersten Anlage des Herzens. Er hält die Zellen des Herzbeutels für embryonale Zellen einer selbständigen Schicht (Gefäßblatt der älteren Autoren [v. Baer]).

Die solide Herzanlage ist gegen die Dotteroberfläche nicht scharf begrenzt, sondern schmiegt sich derselben an. Die Wand des Herzbeutels, welche es überkleidet, geht auf den Dotter über. Das Herz wächst in die Länge, krümmt sich und verdickt sich an seinem kaudalen Ende, so daß man den Ventrikelabschnitt von der Aortenzwiebel unterscheiden kann. Gleichzeitig höhlt es sich aus.

Diese Höhlung der Herzanlage und des Herzbeutels geht in analoger Weise vor sich durch Bildung einer Intercellularsubstanz zwischen Zellen, die ursprünglich dicht aneinander grenzen, aber durch jene immer mehr entfernt werden, bis sie als Wandungen eines Hohlraumes, der keine Zellen enthält, anzusehen sind.

Wenn das Herz mit Beginn seiner Höhlung zu schlagen anfängt, ist die Zahl der Schläge 20 (Vogt 15), nach einer Stunde 34, nach weiteren 2 Stunden 55 und endlich 65—70 in der Minute.

Ueber die Herkunft der Zellen der Herzanlage giebt Aubert keine sichere Auskunft. Es ist aber aus seiner Darstellung ersichtlich, daß er sie gleichfalls wie die Zellen des Herzbeutels aus dem Gefäßblatt ableitet, also aus dem Mesoderm. Herz und Herzbeutel sondern sich aus einer gemeinsamen soliden Anlage.

Aus den „Beobachtungen" von Reichert (1858) ist kaum etwas nennenswert. Er weist fast alle bisherigen Beobachtungen als falsch zurück. Er leugnet eine selbständige Anlage des Herzbeutels, wie ein erstes solides Stadium des Herzens und leitet das Herz von der zwischen dem Wirbelsystem und dem Nahrungsdotter ausgebreiteten Schicht übrig gebliebener Bildungsdotterzellen und zwar zugleich mit anderen Organen der Bauchhöhle ab. Er leugnet auch, daß zunächst im Herzen bloß Plasma ohne Blutzellen cirkuliere.

Wichtige neuere Beobachtungen veröffentlichte Kupffer (1868). Er beschrieb zum erstenmal das Verhalten des Kopfmesoderms (Kopfplatte) und seine Spaltung zur Bildung der Herzbeutelhöhle vor dem Auftreten der Herzanlage. Auch das weite Vordringen der Pericardialhöhle vor die Herzanlage findet schon Erwähnung. Die erste solide Herzanlage leitet er von Zellen der Pericardialwand ab.

Einen großen Fortschritt bedeutet die Publikation Oellacher's (1873), der als erster die Entwickelung des Herzens an Schnitten durch Forellenembryonen studierte. Er schildert in unübertroffener Weise zum erstenmal die Bildung und den Schluß des Kiemendarmes, die Entstehung der Herzanlage am 31. Entwickelungs-

tage als breite Masse polygonaler Zellen in dem Raum zwischen noch offener Darmwand und Dotter einerseits, den Pericardialblättern andererseits. Nach außen setzt sich diese anfänglich niedere und breite Zellmasse unter der visceralen Pericardlamelle und bis zur Mitte derselben auf dem Dotter als einfache Zelllage fort.

Diese ersten Herzzellen leitet OELLACHER vom Kopfmesoderm in der Weise ab, daß eine einfache Lage platter Zellen die Darmkiemenhöhle umwächst und nach innen und unten vordringt. Außer dieser Bildung hält er nur noch eine Beteiligung von Wanderzellen, die aus der oberflächlichen Dotterschicht hervorgehen, für möglich, aber nicht für erwiesen. Eine Abstammung vom Darmblatt, die GOETTE (1869) vertrat, leugnet OELLACHER bestimmt.

Wenn sich die Herzanlage weiterhin (31.–35. Tag) höhlt, so stellt sie einen geschlossenen Sack dar, dessen oberes arterielles und unteres venöses Ende in zwei seitliche Ausläufer sich gabelt, die Anlage der ersten Aortenbogen und die Anfänge der Dottervenen.

Gegen einen mesodermalen Ursprung der Herzzellen sprach sich KUPFFER (1875) aus. Er leitet, wie auch C. K. HOFFMANN (1882) und RYDER (1886), die Zellen aus der Darmwand ab.

Für die Richtigkeit der Beobachtung OELLACHER's trat ZIEGLER (1882) ein.

Eine ausführliche Beschreibung der Herzbildung nach Beobachtungen an lebenden, sehr durchsichtigen Embryonen von Belone durch WENCKEBACH (1886) brachte neue Anregung in diese Frage.

Er konnte sehen, daß nach Schluß des Entoderms zum Darmrohr unter diesem eine Schicht von Zellen sich ansammelt. Diese Zellen sind Abkömmlinge des Kopfmesoblast und wandern um den Darm herum beiderseits ventralwärts herab, bis sie sich unter dem Darmrohr treffen. Aus dem so entstandenen Längsband entsteht das Herz durch Höhlung und Verdichtung der Wand als gerades Rohr, wie es bisher beschrieben. Es beginnt am 9. Tage sich an seinem vorderen Ende zu kontrahieren.

Der Herzschlauch kommuniziert mit dem Raum zwischen Dotter und Hornblatt und bringt durch sein Schlagen die in demselben befindliche Flüssigkeit in die embryonalen Gefäße.

Aehnlich schilderte auch RYDER (1885) die Herzbildung bei Gadus und Belone. WENCKEBACH bestätigt also die von OELLACHER an Schnittpräparaten erkannte Abkunft der Herzzellen vom Kopfmesoderm.

Das Gleiche bestätigt auch ZIEGLER (1887), welcher Schnittserien durch Embryonen von Salmo salar daraufhin untersuchte. Er fand hier die Herzzellen schon lange vor dem Darmschluß unter der Seitenplatte sich vom Kopfe her ansammeln. Dieses paarige Zellmaterial wird dann mit der Bildung des Darmrohres median unter demselben vereinigt und aus demselben entsteht das Endothel des Herzens und Wanderzellen.

Von neueren Autoren leitet HOLBROOK (1894) die Herzzellen wie die intermediären Zellmassen im Rumpfe bei Fundulus und Gadus von der unteren inneren Kante der Urwirbel ab. Diese bisher noch alleinstehende Angabe wird durch die Beschreibung und die Abbildungen nicht wahrscheinlicher gemacht.

Die erste Bildung von Gefäßen und Blut im Embryo.

Dieselbe steht in engster Beziehung zu der von OELLACHER entdeckten intermediären Zellmasse.

Die Entwickelung der intermediären Lamellen (1.—5. Urwirbel) und der intermediären Masse (vom 5. Urwirbel kaudal) im Rumpfe nach der Darstellung von SWAEN und BRACHET sollen die folgenden Figuren erklären.

Es ergiebt sich aus ihrer Betrachtung, daß die beiderseitigen Anlagen (Fig. 806) vor Schluß des Darmes median verschoben werden (Fig. 807) und endlich zu einem einheitlichen Zellstrang verschmelzen (Fig. 808), der in der vorderen Region (Fig. 809) schwächer ist als in der mittleren (Fig. 808) und kaudalen.

Diese Zellmasse liegt zwischen Chorda und Darm, seitlich begrenzt von den Skleromyotomen, dem Vornierengang und der Seitenplatte.

Bei Exocoetus sind nur einzelne Zellenzüge von der Seitenplatte aus nach innen zu verfolgen.

Aus ihr geht im Bereiche der 3 ersten Urwirbel durch Abplattung und Aneinanderfügung der Zellen die Aorta hervor (Fig. 809), während kaudal davon von dem stärkeren Strang nur die dorsalste Zell-

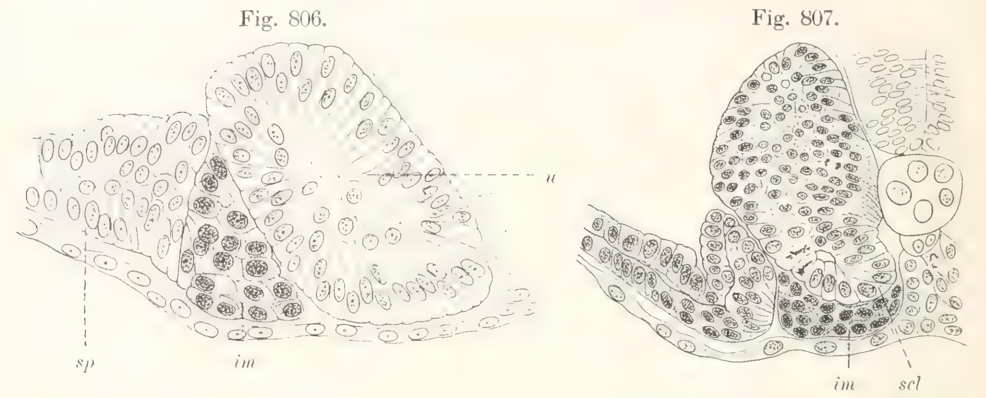


Fig. 806. Querschnitt in der Ebene des 6. Urwirbels durch einen Forellenembryo mit 11 Urwirbeln nach Swaen und Brachet (1899).

Fig. 807. Gleichgelegener Querschnitt durch einen Forellenembryo mit 19 Urwirbeln nach denselben Autoren. *im* intermediäre Zellmasse. *sp* Seitenplatte. *scl* Sklerotom.

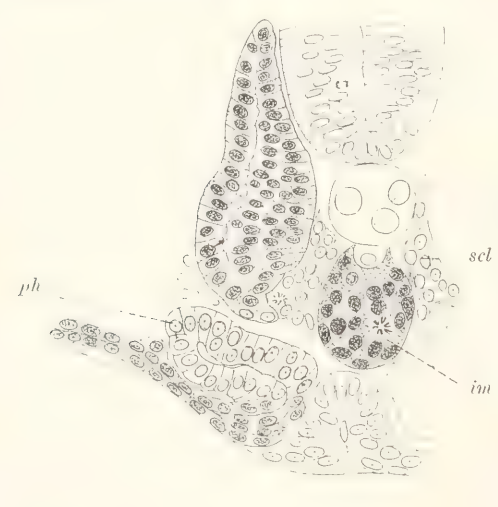


Fig. 808. Querschnitt in der Höhe der 6. Somiten durch einen Forellenembryo mit 28 Urwirbeln nach Swaen und Brachet (1899). *ph* primärer Harnleiter. *im* intermediäre Zellmasse. *scl* Sklerotom.

schicht die Aorta, die übrige Masse aber die Vena cardinalis und rote Blutkörperchen liefert.

Das geschieht folgendermaßen: Im Bereiche der Vorniere wird die Gefäß-Blutzellenmasse von der Aortenwand umscheidet, sie selbst bildet sich keinen endothelialen Ueberzug, und die Zellen werden alle zu Blutzellen, welche gleich in das Lumen der Aorta eindringen, d. h. also, die solide Anlage der Vena cardinalis mündet vorn in die Aorta.

Auch bei Leuciscus ist eine solche Verbindung nachweisbar.

Kaudal von der Vorniere ergeben Querschnitte, daß sich die Blutzellenmasse durch abgeplattete Zellen an ihrer Oberfläche zu einem Gefäß einscheidet. Aorta und Blutzellenmasse sind deutlich geschieden.

Allmählich beginnt in der Blutzellenmasse eine Umwandlung eigentümlicher Art. An verschiedenen Stellen werden flache Zellen sichtbar, die sich aneinander reihen und Gruppen rundlicher Zellen einschließen.

Es wird dadurch die Zellmasse geteilt, und es werden einzelne,

auf dem Querschnitt unregelmäßig gelagerte Gefäße sichtbar, welche Blutzellen enthalten.

Namentlich seitlich an der Oberfläche des Blutzellenstranges entstehen abgeplattete Gefäße (Fig. 810), die längsverlaufend, stellenweise durch cirkulierendes Plasma erweitert sind. Dieselben stehen wahr-

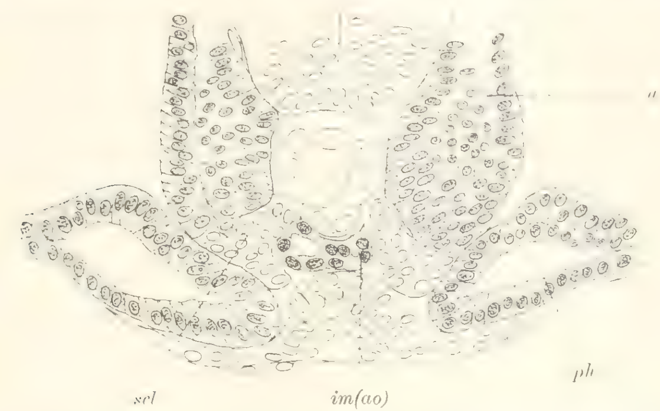


Fig. 809. Querschnitt in der Höhe des 3. Somiten durch einen Forellenembryo mit 26 Urwirbeln nach SWAEN und BRACHET (1899). *im (ao)* intermediäre Zelllamelle, aus welcher die Aortenendothelien werden. *pch* Leibeshöhle.

scheinlich mit der Aorta in Verbindung und eröffnen sich andererseits regellos in die Blutzellenmasse.

Aber auch im Innern der Masse werden abgeflachte Zellen deutlich und zu einer gewissen Entwickelungszeit ist die früher einheitliche Blutzellenmasse in einen Gefäßplexus zerlegt, erfüllt mit embryonalen Blutzellen.

Diese einzelnen kleinen Gefäßräume eröffnen sich aber bald wieder ineinander und geben zum Schluß das große, ganz von Blutzellen erfüllte Lumen der Vena cardinalis.

Schon im Stadium eines Embryo mit 26 Urwirbeln senkt sich aber der unter der Aorta gelegene, kompakte, wandungslose Zellenstrang im Bereiche des 14. bis etwa 16. Urwirbels zu beiden Seiten des Darmes

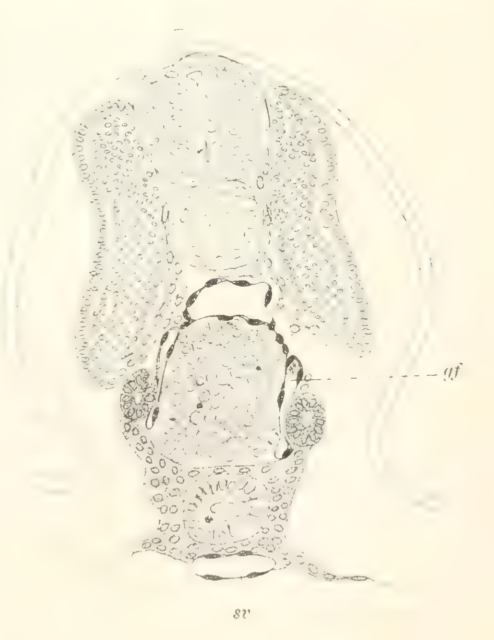


Fig. 810. Querschnitt durch die Rumpfregion eines 14 Tage alten Forellenembryos nach SWAEN und BRACHET (1901). *gf* Gefäße, die seitlich auf der intermediären Zellmasse sichtbar werden und wohl mit der Aorta in Verbindung stehen. *sv* Subintestinalvene.

auf den Dotter herab und breitet sich auf demselben unter der Splanchnopleura aus.

Die rundlichen lockeren Zellen kommen in wandungslose Rinnen des Dottersyncytiums zu liegen.

Die Zellen vermehren sich und gewinnen hier zuerst das Aussehen von roten Blutkörperchen und bleiben mit der im Embryo befindlichen Zellmasse, die zur Vena cardinalis wird, im Zusammenhang.

Dasselbe ist bei Leuciscus und Exocoetus zu beobachten.

Bei Exocoetus beschreiben die Autoren ein auffallendes Verhalten der intermediären Zellmasse. Dieselbe ist anfänglich im mittleren und hinteren Rumpfabschnitt rein epithelial und zeigt noch vor ihrer Vereinigung ein deutliches Lumen, das nach Abspaltung der medialen Aortenzellen und Vereinigung des übrigen Teiles unter der Aorta ein weiter quergestellter Spalt wird. Später geht diese epitheliale Struktur in kaudaler Richtung verloren und die frei gewordenen einzelnen Zellen bilden wie sonst einen regellos gebauten Strang, dessen Umbildung zur blutzellenerfüllten Vena cardinalis nichts Neues zeigt.

Bei **pelagischen Formen** sind die intermediären Zellen im vorderen Rumpfabschnitt sehr spärlich, sie sind manchmal nur vereinzelt zwischen den Urwirbeln zu sehen. Ihre mediane Vereinigung giebt die Aorta dieses Bezirkes.

Im mittleren und hinteren Abschnitt werden diese Zellen etwas zahlreicher (Fig. 811), doch kommt es auch hier nicht zur Bildung



Fig. 811. Querschnitt im Bereiche des 5. Somiten eines Embryo von Solea vulgaris nach Swaen und Brachet (1901).

Fig. 812. Gleichgelegener Querschnitt eines etwas älteren Embryos von Solea vulgaris nach denselben Autoren.

einer intermediären Zellmasse wie bei Trutta, Leuciscus und Exocoetus.

Es ist vielmehr auf Querschnitten ein flacher Zellstreif, der von der Seitenplatte aus, seitlich am Darm, nach innen und oben zieht (Fig. 812).

Die medialsten seiner Zellen lockern sich bald, werden frei, verschmelzen mit denen der anderen Seite und bilden die Aorta. Von dieser gehen jetzt die verkürzten Zellenstränge aus, in welchen nach einiger Zeit stellenweise feine Lumina sichtbar werden, die manchmal mit der Aorta zu kommunizieren scheinen.

Allmählich fließen diese Lumina auf größere Strecken zusammen, und zur Zeit des Ausschlüpfens ist aus diesen seitlichen Zellensträngen ein paariges Längsgefäß geworden, das vorne bis an den Beginn der Vorniere kaudal bis zum Anus reicht. Es sind diese beiden Gefäße nach Swaen und Brachet die Homologa der unpaaren medianen Cardinalvene von Trutta, Leuciscus und Exocoetus und sind also gleichfalls als Cardinalvenen zu bezeichnen.

Sie bilden sich aber bei den pelagischen Formen sofort als hohle Gefäße, da zur Zeit des Ausschlüpfens Blutzellen noch vollkommen fehlen.

Auf diese späte Blutbildung bei pelagischen Eiern hat KUPFFER (1874—1876) zuerst aufmerksam gemacht.

In neuester Zeit hat DERJUGIN (1902) die Entwickelung der pelagischen Eier von Lophius untersucht und im Gegensatz zu SWAEN und BRACHET gefunden, daß hier die Gefäßzellen zur Bildung der Aorten und der Venae cardinales von den Sklerotomen abgegeben werden.

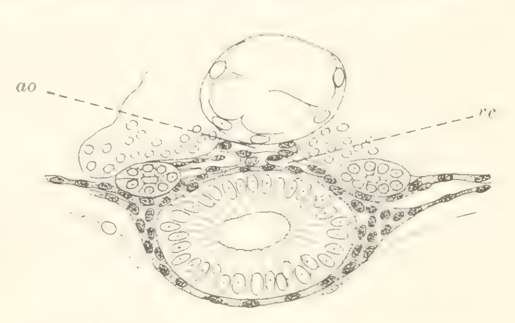


Fig. 813. Querschnitt durch den Vorderrumpf eines eben ausgeschlüpften Embryos von Solea vulgaris nach SWAEN und BRACHET (1901). *ao* Aorta. *vc* Vena cardinalis.

OELLACHER (1873) entdeckte bei der Forelle die intermediäre Zellmasse und gab ihr diesen Namen. Er erklärt sie für nicht segmentiert, aber von mesodermaler Abkunft. ZIEGLER (1882) fand dieselbe bei Salmo von der Vorniere bis zum Anus entwickelt und schließt aus dem Vergleich mit älteren Stadien, daß dieselbe die Stammvene (GOETTE) oder Cardinalvene mit einer großen Menge von Blutkörperchen liefere. Die Aorta hält ZIEGLER für ein Produkt der Urwirbel.

WENCKEBACH (1886) kam zur gleichen Auffassung der intermediären Zellmasse als Bildungsstätte roter Blutkörperchen. Er läßt sie aber aus Zellen entstehen, die von den Urwirbeln abstammen.

Genauere Angaben über die intermediäre Zellmasse gab nochmals ZIEGLER (1887). Er machte die wichtige Beobachtung, daß die intermediären Zellmassen zu einer bestimmten Zeit ihrer Entwickelung an verschiedenen Stellen des Bauchteiles in Form von Zellstreifen auf den Dotter heruntertreten und die Zellen sich auf dem Dotter unter der Seitenplatte zu einer Schicht ausbreiten. Das geschieht am 18. und 19. Tage. Am 21. Tage sind die Zellmassen am Rand des Embryo wieder verschwunden, dagegen findet man nun viele Blutkörperchen in den Dottergefäßen. Der Querschnitt der intermediären Zellmasse wird durch diese Zellabgabe deutlich kleiner. ZIEGLER deutet diese Zellstreifen als Sprossen der V. cardinalis, weil sie sich bald mit einem epithelialen Ueberzug versehen und weil später, wenn die gesamte Blutmasse aus der Stammvene in den Kreislauf gelangt ist, von dieser einige kleine Gefäße an der Seite des Darmes auf den Dotter führen, die daraus hervorgegangen zu sein scheinen. ZIEGLER sah ferner beim Hechtembryo den Zusammenhang der intermediären Zellmasse mit der Aorta im Bereich der Vorniere und beobachtete den Uebertritt von Blutzellen aus der Zellmasse in die Aorta. Beim Hecht scheint hinter der Vorniere die gesamte Masse der intermediären Zellen in die Anlage der Aorta aufzugehen, während weiter hinten die intermediären Zellmassen nur stellenweise mit der Aorta in Verbindung stehen und Zellen dahin abgeben.

Um diese Zeit zirkuliert durch das pulsierende Herz schon Serum in den leeren Gefäßen und durch dasselbe werden die Blutzellen allmählich abgeschwemmt. Ein Uebertreten von Zellen auf den Dotter scheint beim Hecht zu fehlen. Die Aorten leitet ZIEGLER vom Mesenchym der Sklerotome ab. HENNEGUY (1888) sah bei der Forelle die intermediären Zellmassen durch Proliferation der Zellen der Seitenplatten entstehen und aus ihr die Aorta und Venen hervorgehen.

Nach SOBOTTA (1894) spaltet sich die intermediäre Zellmasse allmählich von der unteren medialen Ecke der Urwirbel ab.

SOBOTTA führt die späte Faltung des Entoderms im mittleren Rumpfabschnitt auf den Widerstand zurück, welchen die kompakten intermediären Zellmassen der Umformung des Entoderms entgegensetzen.

Der letzte Autor, der vor SWAEN und BRACHET die Bildung der Gefäße und des Blutes untersuchte, war FELIX (1897). Er leitet,

wie Oellacher und Henneguy, die intermediäre Zellmasse von der Seitenplatte ab.

Kaudal vom 8. Urwirbel beschreibt er eine Teilung der primären Seitenplatte in Venenstrang (intermediäre Zellmasse), primären Harnleiter und sekundäre Seitenplatte genau wie die beiden belgischen Autoren. Nur sagt er, daß der Venenstrang bei der Forelle erst am 8. Urwirbel (nach Swaen und Brachet am 3ten) zugespitzt beginne, welche Angabe auch Sobotta (1902) bestätigt.

Felix betont den epithelialen Charakter des Venenstranges und daß derselbe, ohne sich vorher in Mesenchym umzuwandeln, direkt in loco zum Gefäß und Inhalt wird, dadurch, daß sich die äußeren Zellen des Stranges abflachen und zum umfassenden Gefäßendothel aneinanderschließen. Eine Beteiligung des Entoderms und der Hypochorda an der Bildung des Venenstranges ist mit absoluter Sicherheit nicht auszuschließen aber sehr unwahrscheinlich.

Von Swaen und Brachet weicht Felix aber in dem Punkte wesentlich ab, daß er die Aorta mit Ziegler nicht aus dem Venenstrang, sondern aus den Sklerotomen ableitet, welche sich unter der Chorda zum Mesenchymaortenstrang der Länge nach vereinigen.

Der mediale Teil des Stranges sondert sich allmählich vom lateralen und erhält stellenweise und regellos kleine Lichtungen, die später zum einheitlichen Kanal zusammenfließen, während gleichzeitig die beiderseitigen Anlagen sich vereinigen. Auch diese Vereinigung erfolgt ebenso unregelmäßig, Felix hebt ferner ausdrücklich hervor, daß keine Blutzellen in der Aortenanlage zu sehen sind. Nach Felix stammen also die beiden Hauptgefäße des Forellenembryo aus zwei verschiedenen Teilen (Urwirbeln und Seitenplatte) des Mesoderms. Nur der eine liefert gleichzeitig Blutzellen.

Zu einer anderen Anschauung ist Sobotta (1902) in einer Arbeit gekommen, die kurz nach dem Erscheinen der Publikation von Swaen und Brachet herauskam.

Sobotta nimmt jetzt gleichfalls eine Entstehung der intermediären Zellmassen, welche er Blutstränge nennt, von der Seitenplatte an, während er sie früher, wie erwähnt, von den Urwirbeln ausgehen ließ.

Ihre Bildung ist im Embryo der Forelle auf die Region vom 8. bis 33. Urwirbel beschränkt.

Die anfangs paarigen Blutstränge sind nackte zellige Stränge, ohne eine äußere plattzellige Umhüllung. Diese erhalten sie erst später, indem sie zur Cardinalvenenanlage in Beziehung treten oder, kurz gesagt, in dieselbe eingeschlossen werden. Diese Verbindung erklärt Sobotta für eine cänogenetische Erscheinung.

Die Gefäßzellen für die Cardinalvene aber stammen gleichzeitig aus derselben Quelle, welche jene für die Aorta liefert, nämlich aus den Sklerotomen. Am Sklerotom muß also auch ein endothelialer Anteil unterschieden werden, welcher sich sogar früher vom Urwirbelverband löst als der Anteil für die Bindegewebszellen des Achsenskelettes.

Es sind folglich zur Zeit drei Ansichten geltend:

1. Swaen und Brachet leiten das Blut und die Gefäßzellen für die Aorta und V. cardinalis von den intermediären Zellmassen der Seitenplatte ab.

2. Nach Felix stammen nur das Blut und die Gefäßzellen für die Cardinalvene von den intermediären Zellmassen der Seitenplatte, die Aortenendothelien aber vom Sklerotom ab.

3. Sobotta endlich sieht in den intermediären Zellmassen ein ausschließlich blutzellenbildendes Material, während alle Gefäßendothelien (inkl. Herz) von den Sklerotomen der Urwirbel abstammen.

Ob alles Blut im Embryo ausschließlich aus den intermediären Blutsträngen entsteht, ist fraglich: Felix giebt an, daß mit der lokalen Bildung des Glomerulusgefäßes der Vorniere gleichzeitig Blutkörperchen entstehen, und Sobotta teilt mit, daß in dem von Lereboullet entdeckten Gefäßnetz im Schwanz des Forellenembryo gleichfalls Blutkörperchen zur Anlage kommen.

Außer diesen Angaben ist über die Gefäßbildung im Embryo fast nichts bekannt.

Swaen und Brachet erwähnen, daß vielleicht aus dem dorsalen Stück des mittleren Mesodermabschnittes (siehe p. 1126) im Kopfe die Kiemenbogengefäße entstehen.

Im übrigen sind sie der Ansicht, daß sich das Gefäßsystem von der ersten Bildungsstätte (intermediäres Mesoderm) aus im Körper ausbreite, und treten damit der Auffassung Rabl's bei.

Ganz entgegengesetzt sagt Felix, daß das Glomerulusgefäß der Vorniere selbständig in loco entsteht.

Auch Sobotta nimmt eine allmähliche Ausbreitung des Gefäßsystems von einer lokalen Ursprungsstelle, den Sklerotomen der Urwirbel, an. Für ihn ist also das dorsale Darmgefäß, die Aorta, das primäre Gefäß und die Subintestinalvene entsteht erst von dieser aus durch Gefäßsprossen, welche den Darm seitlich umwachsen und sich auf der Ventralseite ausbreiten.

Er muß deshalb auch die Herzanlage, welche aus jenem Teil des Kopfmesoblastes entsteht, der die Fortsetzung der Urwirbel bildet, mit der Aortenbildung in eine Parallele bringen.

Derjugin (1902), der unter Sobotta's Leitung arbeitete, spricht diese Ansicht auch offen aus.

Ich glaube voraussagen zu können, daß diese Lehre Sobotta's wenig Anhänger finden wird.

Die Entwickelung von Gefäßen und Blut auf dem Dotter.

Hier sind zwei verschiedene Anschauungen vertreten. Die erste leitet die Dottergefäße und die Blutzellen vom Dotter (Dottersyncytium, Periblast) selbst ab. Die zweite läßt die Blutzellen ausschließlich aus der intermediären Zellmasse im Embryo entstehen und sekundär auf den Dotter gelangen, wo sie zunächst in wandungslosen Rinnen und Räumen zirkulieren, die später meistens durch Zellen ausgekleidet und dadurch zu Gefäßen werden. Diese Gefäßzellen kommen als mesoblastische Wanderzellen gleichfalls aus dem Embryo, können aber mit den Blutzellen nicht direkt verglichen werden, weil sie getrennten Ursprung haben, d. h. nicht aus der intermediären Zellmasse stammen.

Die Lehre von der Beteiligung der oberflächlichen Dotterschicht an der Blutbildung ist sehr alt. Schon Baumgärtner (1830) sah in vorher gebildeten Gefäßen Kugeln zirkulieren, die mit modifizierten Dotterelementen ganz übereinstimmen. Schultz (1836) meint in seinem System der Zirkulation, daß aus den Dotterkügelchen zunächst nur der Kern der Blutzelle hervorgehe, der sich hierauf mit einer Hülle umgiebt. Aehnlich dachte sich Filipi die Bildung der Blutzellen aus Oeltropfen des Dotters. Gegenüber diesen noch etwas phantastischen Vorstellungen ist

die Darstellung von Vogt (1842) ein großer Fortschritt. Er beobachtete die großen Kerne in der oberflächlichen Dotterschicht und nannte diese couche hématogène. Er glaubte, daß diese Kerne zu größeren Zellen gehörten, aus denen Blutzellen werden.

Aubert (1856) sah bei der Forelle zur Zeit der Herzbildung zwischen Bauchplatten und Dotter rundliche Zellen, aus denen Blutzellen werden.

Am entschiedensten sprach sich Kupffer (1875) und sein Schüler Gensch (1882) für die Blutbildung auf dem Dotter aus.

Kupffer (1868) nannte die beim Stichling und später (1875) beim Hering beobachtete Zellenschichte an der Oberfläche des Dotters sekundäres Entoderm und leitete es durch freie Zellbildung unabhängig vom Keim, direkt aus dem Dotter ab. d. h. er faßte Entoderm und Dottersyncytium (Periblast) als eine zusammengehörige Schicht auf, an der zwei Regionen, die des Darmes und die des unvollständigen Dottersackepithels zu unterscheiden sind. Die letztere besteht aus einem Netz von Zellensträngen, deren Elemente abgeplattete Zellen von variabler Größe sind.

Gensch (1882) fand nun beim Hecht etwa am 5.—6. Tage, zu einer Zeit, wenn schon über den Dotter Serum zirkuliert, auf Schnitten Bilder, die dafür sprechen, daß aus den Kernen des Dotterepithels (Periblastkernen, Kernen des Dottersyncytiums) durch Sprossung und Abschnürung kleinere entstehen, die mit einem Protoplasmamantel versehen, auf die Dotteroberfläche austreten und Blutkörperchen werden. Diese zeigen im ersten Stadium keine eigentlichen Kerne, sondern bloß ein oder mehrere kernkörperchenartige Gebilde. Sie wandeln sich erst später in bleibende kernhaltige Blutkörperchen um. Auch Ryder (1885) leitete die Blutkörperchen und Gefäße vom Dottersyncytium ab, das er gleichfalls für zelluläres Entoderm hielt.

In neuerer Zeit ist diese Ansicht einer Beteiligung des Periblastes (Dottersyncytiums) am elementaren Aufbau des Teleostierembryo fallen gelassen worden.

Von jenen Autoren, welche die zweite Anschauung vertreten, wird aber leider über die erste Entstehung der Dottergefäße nur sehr Unzureichendes berichtet. Am meisten erfahren wir noch von Aubert, Wenckebach und Ziegler. Vor dem Beginn der Zirkulation (bei Belone 4 Tage, beim Hecht 2 Tage vorher) beginnt das Uebertreten von mesodermalen Wanderzellen auf den Dotter, deren Entstehung bei der Herzbildung schon geschildert wurde. Sie kommen unter der visceralen Pericardialplatte (Embryonalsaum nach Wenckebach) hervor und verbreiten sich über den ganzen Dotter.

Bei Belone und vor allem bei vielen pelagischen Embryonen sehen wir diese Zellen aber nicht nur aus der Herzregion, sondern auch von allen Seiten des Embryo und vor allem vom Keimwulst um das Dotterloch herum ausgehen.

So schildert dies Kupffer beim Stichling und Boeke für Muränoiden.

Für Salmoniden giebt Sobotta an, daß hier die Dottergefäße ganz in der Nähe des Embryo im mesodermalen Ueberzug des Dotters auftreten, ohne Beteiligung von Wanderzellen.

Es fehlt aber die Angabe, was aus den bei der Herzbildung übrig bleibenden Zellen wird.

Sobotta ist ferner der Ansicht, daß die gesamten Dottergefäße sich durch Sprossung vom Herzen aus bilden. Eine Auffassung, welche der Einwachsungslehre von His gegenübersteht, aber wie diese unannehmbar ist.

Wir sind also über den Ursprung der gefäßbildenden Zellen auf dem Dotter noch nicht genügend unterrichtet.

Von vielen Autoren wird ferner angegeben, daß sich ein großer Teil der Wanderzellen zu Pigmentzellen umwandle und nur der Rest zur Bildung der Dottergefäße Verwendung finde.

Swaen und Brachet sprechen sich aber energisch für eine verschiedene Genese beider Zellarten aus.

Noch ehe sich die Dottergefäße aber zu bilden anfangen, beginnt die Zirkulation eines zellfreien Plasmas.

Es wird der Flüssigkeitsstrom dem Dotter durch die Subintestinalvene zugeführt und ergießt sich nun in den Raum zwischen Dottersyncytium und Ektoderm, umläuft die Dotterkugel und erreicht das venöse Ende des Herzens. Die Breite dieses medianen Stromes ist sehr verschieden. Beim Hecht nimmt er den ganzen Raum zwischen den Außenrändern der Seitenplatten resp. Pericardialplatten ein. Beim Barsch ist die Bahn nicht so breit und bei Belone ist dieselbe anfänglich eine schmale flache Rinne am Dotter, welche denselben median umgiebt. Das Gleiche scheint auch für zahlreiche bisher untersuchte pelagische Eier zu gelten, wie aus den Beobachtungen WENCKE-

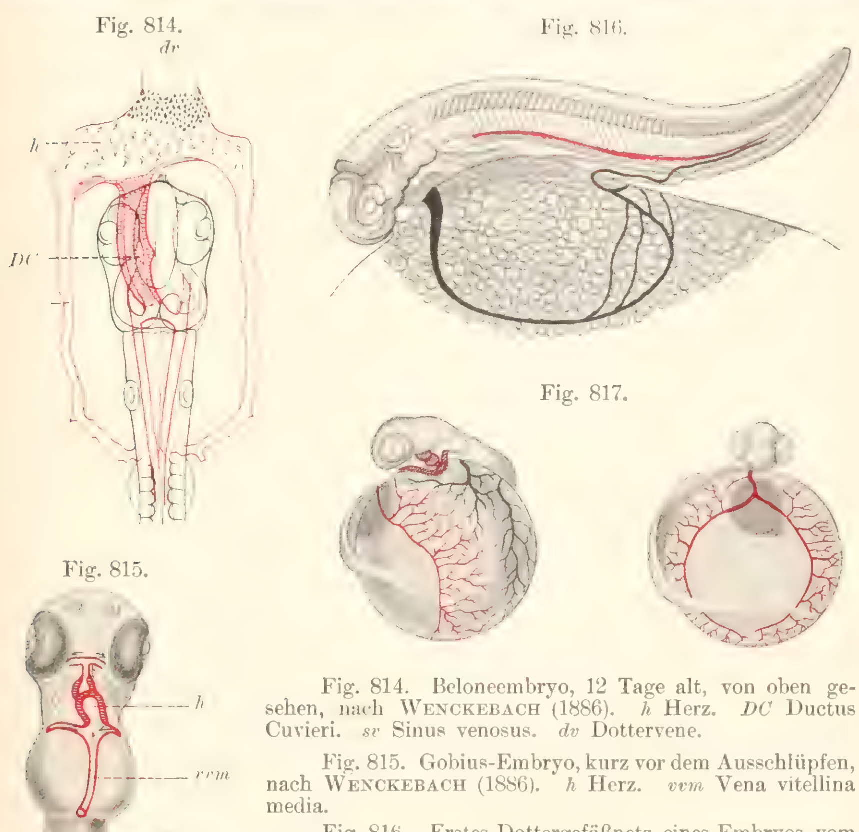


Fig. 814. Beloneembryo, 12 Tage alt, von oben gesehen, nach WENCKEBACH (1886). *h* Herz. *DC* Ductus Cuvieri. *sv* Sinus venosus. *dv* Dottervene.

Fig. 815. Gobius-Embryo, kurz vor dem Ausschlüpfen, nach WENCKEBACH (1886). *h* Herz. *vvm* Vena vitellina media.

Fig. 816. Erstes Dottergefäßnetz eines Embryos vom Saibling nach HOCHSTETTER (1888).

Fig. 817. Kopie des embryonalen Dottergefäßnetzes nach der völligen Umwachsung.

BACH's, RAFFAELE's und RYDER's hervorgeht. Für Muränoiden giebt BOEKE an, daß hier der ganze perivitelline Raum einer Vene entspricht.

Bei Belone (WENCKEBACH) beginnt fast zur selben Zeit noch die rinnenförmige Anlage eines weiteren, aber paarigen Gefäßes am Außenrand der Pericardialplatten.

Es ist die Anlage des Ductus Cuvieri (Fig. 814), der bei Belone, wie Ziegler sagt, ausnahmsweise seinen Weg zum Sinus venosus des Herzens eine größere Strecke weit auf dem Dotter nimmt, doch ist das Gleiche auch z. B. bei dem pelagischen Embryo von Uranoscopus nach Raffaele und bei mehreren anderen pelagischen Formen nach Ryder der Fall. Ziegler konnte über die Bildungsweise dieses eigentlich noch embryonalen Gefäßes bei Belone nicht ins klare kommen.

Wenckebach bezeichnet irrtümlicherweise die Anlage des Ductus Cuvieri als Randvene, was Ziegler richtig stellte.

Die median um den Dotter führende Bahn wird nun bei jenen Formen mit schmaler Rinne durch die erwähnten mesodermalen Wanderzellen (Gefäßzellen) langsam ausgekleidet und zu einem Gefäß, der Vena vitellina media, umgestaltet. Bei jenen Formen mit breiter primärer Bahn wird dieselbe später durch auftretende Substanzinseln in ein Netz von Rinnen zerlegt, welche endlich gleichfalls durch Wanderzellen zu Gefäßen geschlossen werden.

Wir sehen also im einen Falle eine einheitliche Vena vitellina media, im anderen Falle ein Gefäßnetz, das häufig eine seitliche Verschiebung am Dotter erfährt.

Bei pelagischen Teleostierembryonen mit kleinem Dotter und rascher Entwickelung ist die V. vit. media das erste und einzige Hauptdottergefäß (Fig. 815) und zeigt die gleiche Lage wie die Dottervene der Amphibien.

Bei nicht pelagischen Embryonen mit großem Dotter und langsamer Entwickelung hingegen kommt entweder eine Vena vitellina media in verschiedener Form noch zur Anlage (Hecht), oder aber bei sehr großem Dotter (Lachs und Saibling) wird statt derselben ein paariges Gefäß, die „Randvene“, sichtbar, welche die Fortsetzung der Subintestinalvene über den Dotter zum Sinus venosus bildet (Fig. 816).

Stets handelt es sich aber anfänglich um eine rein venöse Zirkulation auf dem Dotter, worauf Hochstetter (1887) besonders aufmerksam macht.

Von dem ersten unpaaren oder paarigen Dottergefäß (Randgefäß) sieht man bald darauf kleinere Aeste ausgehen, welche über den Dotter gegen den Embryo ziehen und allmählich durch zahlreiche Anastomosen ein Gefäßnetz ausbilden, das entweder gleich anfänglich den ganzen Dotter überzieht (pelagische Formen und nicht pelagische mit kleinem Dotter), oder sich erst durch weiteres Vorrücken der Randvene allmählich über den ganzen Dotter ausdehnt (nicht pelagische Embryonen mit großem Dotter, Fig. 817).

Das Dottergefäßnetz ist aber schon in seiner ersten Ausbildung so sehr verschieden, und die in der Litteratur vorhandenen Angaben sind derart dürftig und unvereinbar, daß der Versuch einer erklärenden Zusammenfassung und eines Vergleiches mit den ersten Gefäßbahnen der Selachier und Amphibien zu keinem brauchbaren Ergebnis führte und an dieser Stelle daher zunächst besser unterbleibt.

Die im Abschnitt über Selachier veröffentlichten neuen Beobachtungen von Rückert und jene von Hochstetter werden aber, soweit ich das Bekannte übersehe, nach weiteren Untersuchungen die Möglichkeit ergeben, auch hier endlich einen Einblick in das scheinbar Unvereinbare zu thun.

Keinen sicheren Anhaltspunkt gewinnt man aus der Litteratur über die Zeit der Bildung der embryonalen und Dottergefäße. Ohne

Zweifel aber entstehen meistens die Dottergefäße später als das Herz; auch später als die Aorta und die Cardinalvenen, da ja das Plasma anfangs im Embryo in geschlossenen Bahnen, auf dem Dotter in wandungslosen Lakunen strömt.

Ebensowenig ist es möglich, den Zeitpunkt genau zu ermitteln, wann die ersten Blutzellen in Zirkulation gelangen.

Ziegler sagt, daß man 2 Tage nach dem Erscheinen der Wanderzellen und einen Tag nach Beginn der Herztätigkeit im Blutstrom runde Blutkörperchen, erst spärlich, bald aber reichlich sieht. Er erwähnt ferner, daß zur Zeit ihres Erscheinens auf dem Dotter die Gefäße noch an vielen Stellen der eigenen Wand entbehren. Bei Belone zirkulieren die ersten Blutzellen, wenn die Gefäßbildung am Dotter schon ziemlich weit vorgeschritten ist. Wenckebach giebt an, daß es runde, blasse Zellen sind, welche längere Zeit in Klümpchen zusammenhängen und nicht verwechselt werden dürfen mit den schon früher im Serum zirkulierenden kleineren Zellen, die Fortsätze treiben und Gefäßwand bilden.

Die Blutkörperchen bleiben oft während einiger Zeit in dem medianen Dottergefäß hängen und Ryder glaubte an diesen Stellen ihre Bildung aus knopfförmigen Hervorragungen des Periblastes gesehen zu haben, was Wenckebach aber nicht für richtig hält. Auch Aubert war die Anhäufung von Blutmassen in der Nähe des Sinus aufgefallen. Er deutete dieselbe aber als pathologische Erscheinung.

Noch unbestimmter sind die Angaben darüber, wie der Uebertritt von Blutzellen aus dem Embryo auf den Dotter erfolgt. Ich habe das Herabtreten der intermediären Zellmasse auf das Entoderm erwähnt (p. 1135 u. 1137), und nach Ziegler werden von hier aus die ersten Blutzellen in Zirkulation gesetzt, dadurch, daß sie unter der Seitenplatte lateralwärts in den von Serum überspülten Raum zwischen Periblast und Ektoderm vorgeschoben werden. Es geschieht dies in Form einzelner Zellstränge, welche später sich zu jenen Gefäßen umbilden, welche die Cardinalvene mit dem Dottergefäßnetz verbinden. Auch Swaen und Brachet beobachteten bei einem Forellenembryo von 11 Tagen im Bereiche des 14. Urwirbels und kaudal davon, daß die intermediäre Zellmasse an ihrer Unterfläche Fortsätze treibt, die entweder lateralwärts zwischen Seitenplatte und Entoderm die Dotteroberfläche erreichen, oder aber direkt nach abwärts das Entoderm durchbrechen, um sich dann nach außen zu wenden. Sie kommen in grubige Vertiefungen des Dottersyncytiums zu liegen und gewinnen hier erst allmählich ihre rote Farbe. Aus den blassen Zellen des intermediären Stranges werden echte rote Blutzellen.

Bestätigt sich diese Angabe, so erlaubt sie den wichtigen Schluß, daß auch bei den Knochenfischen mit großem Dotter dieser letztere für die Blutbildung in dem Sinne nötig erscheint, daß die hämoglobinfreien ersten Blutzellen durch länger dauernden, innigen Kontakt mit dem Dotter sich zu Erythroblasten umwandeln[1]).

1) Der Dotter bei Teleostiern freilich wechselt ungemein in seiner Form, Größe und wohl auch chemischen Konstitution. Es wäre dringend wünschenswert, den Dotter pelagischer Teleostierembryonen, die ihre Blutkörperchen erst ganz spät unabhängig vom Dotter bilden, auf seine Struktur im Vergleiche zum Dotter eines Salmoniden zu untersuchen und nachzusehen, ob sich für die Umwandlung der Blutzellen zu roten Blutkörperchen bei pelagischen Teleostiern nicht chemische Anhaltspunkte in einem embryonalen Organ (Leber?) finden ließen.

Sobotta leugnet jedoch in energischster Weise die Richtigkeit dieser Angaben von Ziegler, Felix, Swaen und Brachet, welche aus vergleichend-embryologischen Gründen nicht unwahrscheinlich erschienen und sich durch eine Nachuntersuchung auch leicht bestätigen ließen; denn bei einem Embryo von Trutta iridea (dem Untersuchungsobjekt Sobotta's) des 27. Tages finden wir in der von Swaen und Brachet bestimmten Region des Rumpfes das in Fig. 818 wiedergegebene Querschnittsbild. Das Heruntertreten der Blutzellen auf den Dotter ist damit erwiesen, aber nicht die Frage, ob auf diesem Wege die Zellen in die Blutbahn geraten. Möglich ist es, aber sicher läßt sich auch zeigen, daß wohl der weitaus größte Teil derselben kranial durch die Cardinalvene und den Ductus Cuvieri zum Herzen gelangt, denn eine Zeit lang nach Beginn der Herzbewegungen, und damit der serösen Zirkulation, ist das Endstück, der Ductus Cuvieri, stark erweitert und mit Blutzellen erfüllt. Der Herzschlauch und die Gefäße aber noch fast blutzellenfrei.



Fig. 818. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes eines Forellenembryos, um das Herabtreten der intermediären Zellmassen *im* und *im** auf den Dotter zu zeigen.

Vergleichen wir zum Schluß die Vorgänge, die zur Gefäß- und Blutbildung im Embryo der Teleostier führen, mit den Vorgängen bei anderen Wirbeltierembryonen (z. B. Selachier, Amphibien und Cyclostomen), so finden wir zunächst keine Erklärung für die Bildung der intermediären Zellmasse, denn immer bildet sich sonst das Blut auf dem Dotter. Unerklärt bleibt auch die Beziehung der Blutanlage zur Cardinalvene (Stammvene), und die dorsale Lage der blutbildenden Zellmasse am Darm, ferner die späte Bildung der Dottergefäße und die Art ihrer Entstehung.

Versuchen wir wenigstens für einzelnes eine Erklärung, so ist zunächst wohl gegen die Auffassung nichts zu sagen, daß beim Teleostierembryo mit Ablauf der Gastrulation, der blutzellenbildende periphere Mesoblast nicht wie sonst beim meroblastischen Ei außerhalb des Embryo verbleibt, sondern in denselben gelangt.

Es kann das wohl nur auf dem Wege der frühzeitigen Verschiebung des Randwulstmaterials in den Embryo, vor allem in den Endknopf der Embryonalanlage geschehen. Wie weit diese Verschiebung ontogenetisch (experimentell) nachweisbar und nach den bisherigen Ergebnissen begründbar ist, gehört nicht in dieses Kapitel.

Doch ist ja über den Vorgang der Konzentration im Endknopf und über die eigentümliche Zusammendrängung der embryonalen Organe vor dem Endknopf gegen die Medianebene viel geschrieben worden und manches bekannt.

Es wäre sehr wohl denkbar, daß bei verschiedenen Teleostiern diese Einbeziehung des peripheren Mesoblastes nicht in gleicher Ausdehnung erfolgt, daß nur ein Teil desselben als intermediäre Zellmasse in den Embryo gelangt, der übrige Teil in der Umgebung des Endknopfes (Keimwulst um das Dotterloch) außerembryonal differenziert wird.

Ja, es wäre denkbar, daß vielleicht das ganze Zellmaterial, welches sonst die intermediäre Zellmasse bildet, extraembryonal verbleibt und vom Blastoporus sich über den Dotter verbreitet.

Es könnte zu einem ähnlichen Vorgang wie bei der ersten Blut- und Gefäßbildung der Selachier kommen.

In diesem Sinne ließen sich vielleicht die schon mitgeteilten Angaben von KUPFFER für den Stichling, von BOEKE für Muränoiden verwerten.

In die Embryonalanlage verschoben, nimmt der periphere Mesoblast eine derartige Lage ein, daß er später als Abschnitt der unsegmentierten Seitenplatte erscheint und sich von ihr als „intermediäre Zellmasse“ abtrennt.

Er hängt kaudal folglich mit dem Endknopf zusammen, wie der periphere Mesoblast der Selachier mit der Blastoporuslippe.

Ich meine, man darf deshalb auch die intermediäre Zellmasse nicht ohne weiteres in ihrer Genese als Abspaltungsprodukt der Seitenplatte auffassen, und es wäre der Mühe wert, nachzusehen, ob sich dieser Mesoblastanteil in frühen Stadien nicht doch von der Seitenplatte abgrenzen ließe.

Ich stellte Herrn Dr. MARCUS diese Aufgabe, die derselbe auch erfolgreich durchführte und über seine Ergebnisse mittlerweile berichtet hat (1905).

MARCUS gelang es, an Embryonen von Gobius capito die Auffassung der intermediären Zellmasse als in den Embryo einbezogenes peripheres blutbildendes Mesoderm sehr wahrscheinlich zu machen, indem er bei einem Embryo mit 11 Urwirbeln die intermediäre Zellmasse des Rumpfes ohne Unterbrechung kaudalwärts bis in den Endknopf verfolgen und hier ihren Zusammenhang mit dem Entoderm und Ektoderm feststellen konnte.

Es ergab sich die gleiche Lage des „Blutmesoderms“ (MARCUS) zum Entoderm wie bei Selachiern und MARCUS giebt, angeregt durch einen erstmaligen Vergleich von H. VIRCHOW (1895), in 2 schematischen Abbildungen seiner Auffassung Ausdruck, wie eine Entstehung der Teleostierendknospe aus dem Verhalten des Selachierkeimes zu denken sei, und wie diese zur Bildung einer intraembryonalen blut- und gefäßbildenden Mesodermmasse führen mußte.

Nach ihrer Abtrennung von der Seitenplatte werden die paarigen intermediären Zellmassen durch die frühzeitige mediane Verschiebung, welche sie noch bei flach ausgebreitetem Darme erfahren, dorsal desselben aneinandergedrängt und verschmelzen endlich miteinander.

Es liegt dann der unpaare Zellstrang zwischen Chorda und Darm.

Als Produkt des peripheren Mesoderms wäre der intermediären Zellmasse zunächst die Fähigkeit zuzusprechen, Gefäß- und Blutzellen liefern zu können, und es wäre eine derartige Differenzierung derselben zu erwarten.

Wirklich wird eine solche auch von den meisten Autoren beschrieben, nur SOBOTTA leugnet die gefäßbildende Thätigkeit derselben.

Das Produkt ihrer vasoformativen Thätigkeit soll aber nach den

Autoren entweder die Cardinalvene, oder diese und die Aorta sein. Bei den Embryonen aller anderen Wirbeltierklassen liefert aber das axiale Mesoderm die großen embryonalen Längsgefäße, während aus den Gefäßzellen des peripheren, blutbildenden Mesoderms eigene Gefäße des Dotterkreislaufes entstehen, die mit den axialen embryonalen Gefäßen in Verbindung treten. Es ist also zunächst eine Bildung der Aorta und Cardinalvene aus der intermediären Zellmasse nicht wahrscheinlich, falls nicht eine solche durch Beobachtung sicher erwiesen wird. Das ist aber nach den völlig widerstreitenden Angaben der einzelnen Untersucher bisher nicht der Fall. Ich glaube jedoch, es läßt sich eine Beobachtung zur Entscheidung dieser Frage verwenden.

Die Entwickelung kleiner pelagischer Knochenfischeier erfolgt, wie bekannt, ohne Blutbildung. Es fehlen also die intermediären Zellmassen im Embryo. Statt derselben finden sich nur vereinzelte Zellen oder flache Zellstreifen, die von der Seitenplatte ausgehen, medial sich vorschieben und zunächst die Aorten, bald darauf die Cardinalvenen bilden, d. h. Aorta wie Cardinalis entstehen aus Gefäßzellen der Seitenplatte[1]). Das ist aber bei allen Wirbeltierembryonen der Fall und überall sehen wir, wie auch hier eine enge Beziehung zwischen der ersten Anlage dieser beiden Längsgefäße.

Wir dürfen also entschieden sagen, daß bei pelagischen Formen Aorta und Cardinalvene ein Produkt des axialen Mesoderms sind und ihre Bildung von Gefäßzellen ausgeht, welche keine blutzellenbildende Fähigkeit besitzen.

Eine Uebertragung dieser Erkenntnis auf die Embryonen nicht pelagischer Formen mit größerem Dotter und frühzeitiger Blutbildung ist aber wohl zulässig. Dann gewinnt jene Anschauung an Wahrscheinlichkeit, welche die beiden Längsgefäße und die intermediäre Zellmasse aus zwei verschiedenen Quellen ableitet, also die Auffassung von Sobotta, Derjugin etc.

Wenn aber Sobotta die intermediäre Zellmasse für ein ausschließlich blutzellenbildendes Material hält, so läßt sich das weder durch die Auffassung desselben als peripheres Mesoderm, noch durch die Beobachtung begründen, denn Swaen und Brachet erwähnen ausdrücklich, daß die Blutzellenmasse im Innern durch sich abflachende Zellen geteilt und allmählich in einen venösen Gefäßplexus verwandelt wird. — Es geschieht das etwas später, als dorsal von der intermediären Zellmasse die Aorta, seitlich davon die Cardinalvene (zunächst paarig) sichtbar wird.

Es läßt sich zunächst also wohl auch die gefäßbildende Kraft der intermediären Zellmasse als peripheres Mesoderm aufrecht erhalten, und es müßten diese Gefäße den Dottergefäßen echter Meroblastier in der blutbildenden Zone verglichen werden. Diese treten durch ein Gefäßnetz und Quergefäße mit den Aorten in Verbindung. Das scheint bei Teleostiern niemals zu geschehen, während stets ein Anschluß des Blutzellenstranges an die Cardinalvenen beobachtet wird. Dieser Anschluß führt endlich zu einem Aufgehen der intermediären Zellmasse in die genannte Vene. — Ob es dann richtiger wäre, zu sagen, daß die unpaare Stammvene aus der Vereinigung der beiden

1) Ob nicht Gefäßzellen für die Aorten auch von den Sklerotomen, oder nur von diesen abgegeben werden, soll hier nicht besprochen werden. Es ändert nichts an der beabsichtigten Deutung.

Cardinalvenen mit einem Gefäßanteil der intermediären Zellmasse entstanden ist, oder ob es vielleicht einwandsfreier wäre, zu sagen, daß die Blutzellen aus der intermediären Zellmasse in die Cardinalvene aufgenommen werden, während das Gefäßnetz derselben verödet, muß unentschieden bleiben. Leicht verständlich wird jedenfalls die Thatsache, daß bei manchen Teleostierembryonen die Cardinalvenen paarig bleiben, wenn kein Blut im Embryo als intermediäre Zellmasse angelegt wird. Die Angabe, daß wieder andere Embryonen überhaupt keine Cardinalvenen bilden sollen, wird später besprochen werden. Dieser Anschluß der Gefäße des peripheren blutbildenden Mesoderms an die Cardinalvene statt an die Aorta findet aber seine erklärende Parallele in demselben Verhalten beim Stör und damit wäre ein befriedigender Abschluß dieses Erklärungsversuches der intermediären Zellmassen im Teleostierembryo gefunden.

Durch die frühzeitige Einbeziehung des außerembryonalen blutbildenden Mesoblastes in den Embryo und seine Verlagerung über den Darm als intermediäre Zellmasse verliert der periphere Mesoblast aber seine alten Beziehungen zum Dotter und dessen Gefäßnetz. Das letztere bildet sich aber trotzdem in vielen Fällen aus, und es geschieht das zunächst wie immer als wandungslose Rinnen, welche später durch endothelgeschlossene Gefäße ersetzt werden. Die Wandzellen für diese Dottergefäße müssen aber aus dem Embryo auf den Dotter gelangen, da ja die Gefäße meistens auf dem mesoblastfreien Dottersacksyncytium zur Anlage kommen.

Welche Teile des embryonalen Mesoderms sich an der Lieferung dieser Zellen beteiligen, ist nicht sichergestellt. Unbeanstandet ist die Beobachtung von Wenckebach geblieben, daß aus der Kopfgegend solche Zellen frühzeitig auf den Dotter gelangen. Es sind das aber höchst wahrscheinlich jene Zellen, die bei der Entwickelung des Herzens aus der äußerst zellreichen Herzmasse unverwendet geblieben sind und auf dem Dotter sich ausbreiten (p. 1150, Fig. 827)

Ist man ganz konsequent, dann müßte man dieses Zellmaterial gleichfalls als peripheres Mesoderm auffassen, also in der Herzzellmasse einen peripheren Mesoblastanteil im Embryo annehmen, vergleichbar der intermediären Zellmasse, und man müßte diesen Zellen die Möglichkeit zusprechen, außer Gefäßen auch Blutzellen auf dem Dotter zu bilden.

Da nun aber peripheres Mesoderm vom Umschlagsrand ausgeht, so wäre die Annahme nötig, daß sich beim Teleostierembryo nicht nur kaudal im Endknopf, sondern auch im vordersten Bereich der Embryonalanlage der Wert eines Umschlages erhalten habe, während dazwischen der Umschlagsrand rudimentär geworden sei.

Mit diesen Gedanken sind wir aber schon mitten in einer Debatte über die Gastrulationsvorgänge, und zwar auf Grund theoretischer Erwägungen: was ja bei dem Mangel an exakten Beobachtungen in dieser Hinsicht entschuldbar sein mag. Doch läßt sich eine Beobachtung Gregory's hier verwenden.

Wie schon bei der Herzentwickelung erwähnt, findet sich in der Kopfregion in frühen Stadien seitlich am Rande der Embryonalanlage ein Zusammenhang von Endoderm und Mesoderm, Gregory's laterales Mesentoderm.

Dasselbe ist nicht nur vor der ersten Kiementasche, sondern kaudalwärts bis zur dritten vorhanden. Gregory erklärt dies für die Stelle, wo bei Knochenfischen der periphere Mesoblast (Selachier) gelegen ist.

Denkt man daran, daß bei Torpedo der ganze Rand der Keimscheibe Urmundwertigkeit besitzt und gerade vom vorderen (d. h. dem späteren ventralen Rand) die Blutbildung ausgeht, so ließe sich diese Beobachtung wohl als Behelf für diese Annahme verwenden.

Wir hätten also dann anzunehmen, daß ein Teil des peripheren Mesoblastes kaudal — ein anderer kranial in die Embryonalanlage aufgenommen wird. Dieser kraniale Anteil des peripheren Mesoblastes wird gleichfalls eng an die seitliche Grenze des axialen Mesoblastes herangedrängt, so daß Zellen, welche von beiden abgegeben werden, beisammenliegen und nicht abgrenzbar erscheinen. Ich glaube aber dennoch, daß man die Herzendothelzellen vom axialen, die übrig bleibenden Zellen vom peripheren Mesoblast ableiten und bei den letzteren eine Beteiligung des Entoblastes an ihrer Bildung annehmen kann. Es würden also in dem Zellhaufen der ersten Herzanlage 2 Anteile stecken, die sich vielleicht abgrenzen lassen und von denen der periphere Anteil weiter kranial reicht als der axiale Herzzellenstrang und sein Zellmaterial auf den Dotter bringt zur Bildung von Gefäßen und Blut.

Daß für diese Annahme auch bestimmte Beobachtungen geltend gemacht werden können, möchte ich an den beiden nebenstehenden Reihen von Skizzen zeigen.

Jede Reihe ist einer Serie entnommen.

Der ersten (Fig. 819—823) liegt ein Forellenembryo vom 16. Tage, der zweiten (Fig. 824—829) ein solcher vom 18. Tage zu Grunde.

Es sind Querschnitte durch die sogen. Herzzellenmasse wiedergegeben.

Diese Zellmasse zeigt auf den Figuren der ersten Reihe (*hzm*) stets festgefügten Bau.

Vergleichen wir aber die Fig. 819 mit der folgenden, so erkennen wir, daß das vorderste Stück der Zellmasse flacher, zellärmer und von anderer Form ist als das kaudal folgende, welches mit fast scharfem Uebergang das Querschnittsbild der Fig. 820 annimmt.

Der Zellstrang erscheint hier rundlicher, zellreicher und tiefer in den Dotter eingegraben. Es macht den Eindruck, als ob hier zu dem kranialen flacheren Stück weiteres Zellmaterial hinzugekommen wäre.

Kaudalwärts nimmt dieser stärkere Abschnitt des Stranges allmählich an Mächtigkeit ab, ohne aber dabei seine mehr rundliche Form zu verlieren (Fig. 821—823).

Zur topographischen Orientierung mögen folgende Angaben dienen: Die Zellmasse beginnt mit der Leibeshöhle (Pericardialhöhle) kurz vor der ersten Kiemenspalte.

Der Uebergang des kranialen flacheren Stückes in das kaudale zellreichere Stück liegt zwischen erster und zweiter Kiementasche, der ersten näher als der zweiten.

Kurz nach der zweiten Kiementasche ist die Zellmasse zu Ende.

Das kraniale Stück ist also nur wenig kürzer als das kaudale.
Bei einem Embryo vom 18. Tage (zweite Figurenreihe 824 bis 829) ist aus der beschriebenen Zellmasse das Endothel des Herzens

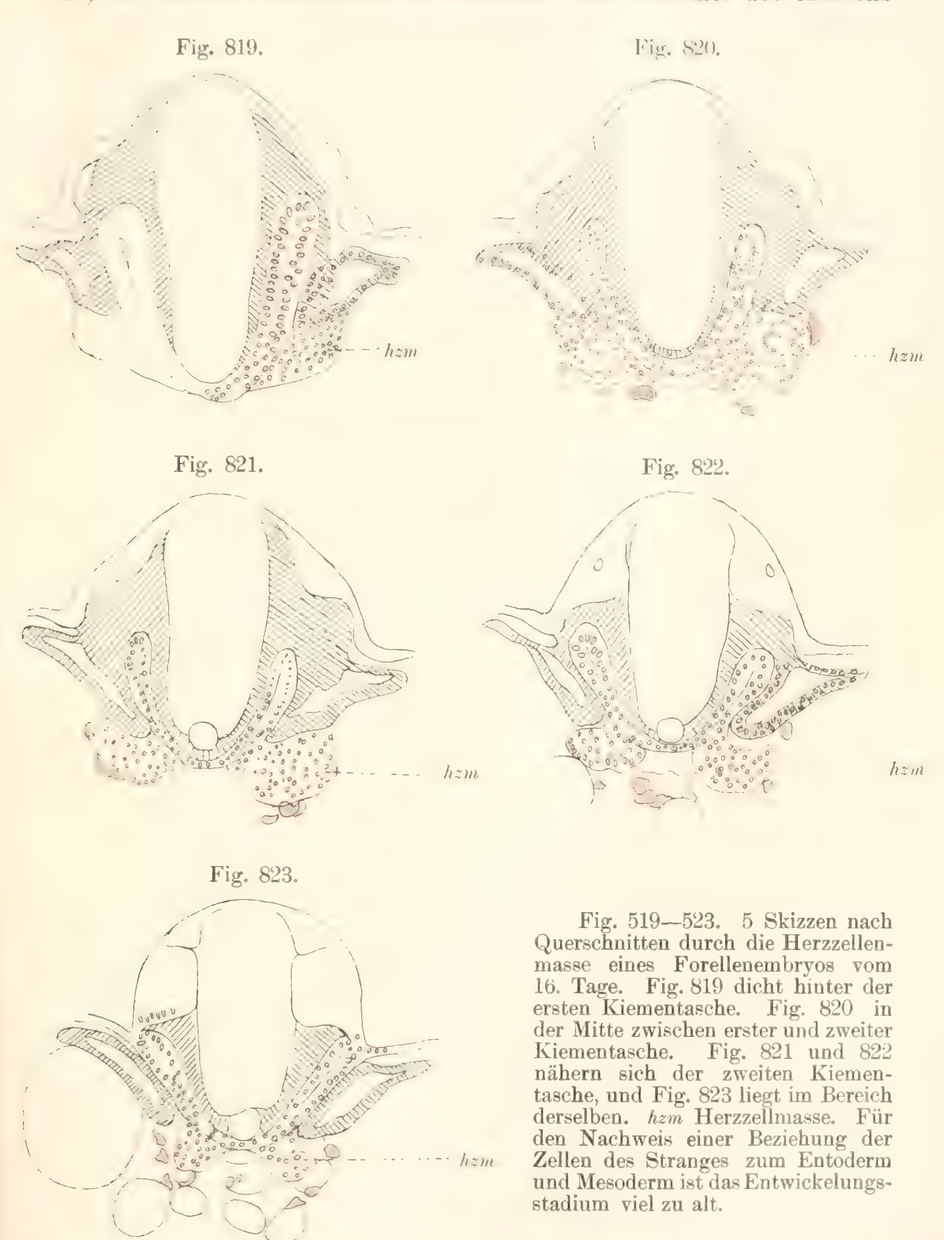


Fig. 519—523. 5 Skizzen nach Querschnitten durch die Herzzellenmasse eines Forellenembryos vom 16. Tage. Fig. 819 dicht hinter der ersten Kiementasche. Fig. 820 in der Mitte zwischen erster und zweiter Kiementasche. Fig. 821 und 822 nähern sich der zweiten Kiementasche, und Fig. 823 liegt im Bereich derselben. *hzm* Herzzellmasse. Für den Nachweis einer Beziehung der Zellen des Stranges zum Entoderm und Mesoderm ist das Entwickelungsstadium viel zu alt.

gebildet und auf den Figg. 827 u. 828 zu sehen. Es reicht genau so weit, als im Stadium vorher das kaudale Stück der Zellmasse sich erstreckte. Das kraniale Stück derselben hat sich hingegen zu ein-

zelnen freien Zellen aufgelöst, welche unter der Leibeshöhlenwand in dünner Lage auf dem Dotter sich finden (Fig. 824) und kurz vor

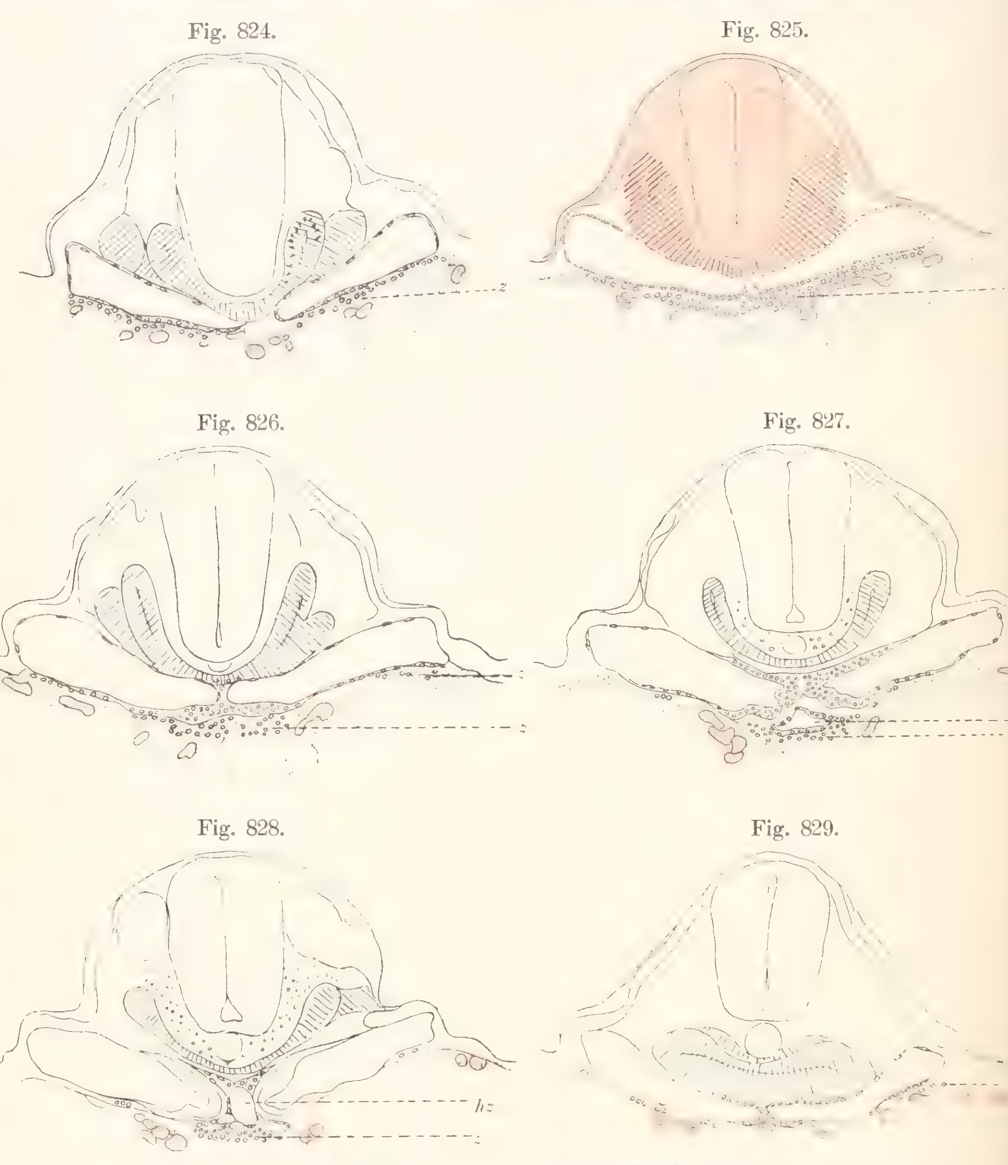


Fig. 824—829. Skizzen nach Querschnitten durch die Herzzellmasse eines Forellenembryos vom 18. Tage. Fig. 824 u. 825 dicht hinter der ersten Kiementasche. Fig. 826 u. 827 nahe der Mitte zwischen erster und zweiter Kiementasche. Fig. 828 dicht vor der zweiten, Fig. 829 hinter der zweiten Kiementasche. *hz* Herzanlage. *z* freie Zellen, die von der ersten Zellmasse nach der Bildung des Herzendothels übrig bleiben.

dem Beginn des Herzens zu einer einzigen Schichte zusammenfließen (Fig. 825). Diese setzt sich kaudal in eine ebensolche Lage von

Zellen fort, welche aus dem kaudalen Stück der Zellmasse, nach Abtrennung und Formierung des Herzendothelrohres unter diesem zur Ausbildung gelangt (Fig. 827—829).

Ich glaube, diese Beobachtung kann wohl kaum anders als im Sinne einer Doppelwertigkeit der ersten Zellmasse aufgefaßt werden.

Wie sehr diese freien Zellen, welche aus der Zellmasse hervorgehen, bald darauf das Aussehen von Blutzellen gewinnen, soll die Fig. 830, noch besser die Fig. 831 darstellen. Hier mache ich noch

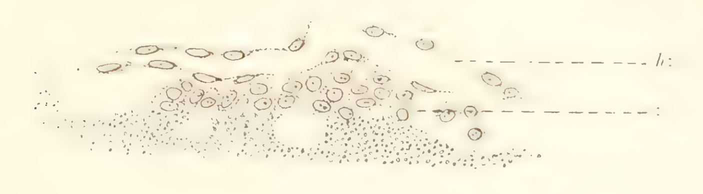


Fig. 830. Die unter dem Herzendothel sichtbaren freien Zellen bei starker Vergrößerung.

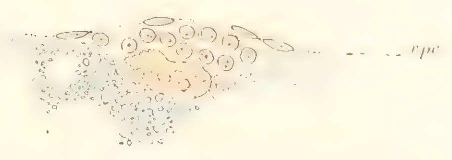


Fig. 831. Eine Gruppe solcher freier Zellen seitlich am Dotter, unter der visceralen Pericardialwand gelegen, in einem offenbar von Flüssigkeit erfüllten Raum.

auf die oft beobachtete und gewiß nicht zufällige nachbarliche Lage der großen Periblastkerne aufmerksam.

Erwähnen möchte ich ferner noch, daß eine vorläufige rasche Durchsicht jüngerer Stadien mir die Ueberzeugung gab, daß von den beiden Anteilen der ersten Zellmasse der endotheliale später entsteht und beide Teile verschiedenartige Genese haben.

Was hier an der Hand der beiden Figurenreihen beschrieben wurde, läßt sich an den schönen Abbildungen Gregory's (1902) leicht wiederfinden. Man vergleiche seine Figg. 15—22.

Außer der Angabe von Gregory läßt sich auch die auf p. 1130 mitgeteilte Beobachtung Boeke's hier zur Diskussion verwenden. Die vom Blastoporus ausgehenden Wanderzellen müßten als Zellen des kaudalen peripheren Mesoderms bezeichnet werden, welche in der Herzgegend mit jenen sich mischen, die vom vorderen peripheren Mesodermanteil im Anschluß an die Herzanlage sich ablösen. Daß die nach vorn wandernden Zellen auch die Herzanlage vergrößern helfen, wäre nach meiner Auffassung zunächst unwahrscheinlich. Boeke bringt aber in seiner Arbeit auch keine Beweise für diese seine Angabe. Denn er sagt selbst, daß das Herzrohr zum größten Teil von Zellen des Kopfmesoblastes gebildet wird und daß unverbrauchte Zellen unter dem Herzschlauch übrig bleiben. Es wird nun kaum möglich sein, die zugewanderten Zellen von den erstentstandenen abzugrenzen und damit ein wirkliches Eingehen peripher mesodermaler Zellen in das Herzendothel zu beweisen.

Ich glaube, wir können auch für diesen Fall annehmen, daß hier in der Herzgegend die Zellen der beiden peripheren Mesodermanteile sich vereinigen, um später Gefäß- und Blutzellen zu differenzieren.

Aus der ganzen Darstellung hoffe ich aber, daß der Leser die Ueberzeugung gewinnt, wie weit ich von jener Auffassung entfernt bin, die Ziegler (1902) in folgenden Sätzen vertritt: „Da die intermediäre Zellenmasse sich nicht bei allen Knochenfischen vorfindet und da nichts weiter als ein Gefäß aus derselben hervorgeht, so braucht ihr bei der vergleichenden Betrachtung der Differentiation der Keimblätter keine große Bedeutung beigelegt zu werden; sie muß als eine bei einzelnen Knochenfischen in jüngerer Zeit entwickelte cänogenetische Erscheinung betrachtet werden. Es ist eine Gefäßanlage, welche sehr groß geworden ist, um recht viel Blutkörperchen zu erzeugen, und welche sich sehr früh anlegt, um diese Blutkörperchen bald in die Cirkulation zu bringen."

Es handelt sich meiner Auffassung nach nicht um die Frage, ob einzelne Knochenfische eine intermediäre Zellmasse bilden oder nicht, sondern um die wichtige Frage nach dem Schicksal des blutbildenden peripheren Mesoderms bei den Knochenfischen. Eine Frage, die doch wohl bei der Beurteilung des Wesens und des Wertes der Keimblätter eine wichtige Rolle spielt.

Ob die intermediären Zellmassen auch von jenen auf den Dotter herabtretenden Ausläufern Zellen loslösen und auf dem Dotter zur Gefäß-, eventuell Blutbildung verteilen, ist möglich (Ziegler), aber noch unentschieden.

Durch die Verlagerung des blutzellenbildenden Mesoblastes über den embryonalen Darm fällt aber die primäre Anlage einer Subintestinalvene und eines Darmgefäßnetzes aus. Es entsteht aber nachträglich, nach dem Schluß des Darmrohres, doch eine Subintestinalvene in richtiger topographischer Lage unter dem geschlossenen Darm und ist bei einem Forellenembryo mit 65 Urwirbeln nach der Zeichnung Sobotta's (Taf. 29/30 Fig. 9) schon gebildet. Dieselbe verbindet sich auch durch ein seitliches Darmgefäßnetz und echte Quergefäße, soviel ich sehen konnte, kaudal mit der Cardinalvene, kranial (im Bereich der Vorniere) mit der Aorta. Diese sekundäre Subintestinalvene entsteht wie das Dottergefäßnetz als leere Endothelröhre und reicht bis an die Leber heran. Eines der Quergefäße, das unmittelbar hinter dem letzten Vornierenglomerulus liegt, erweitert sich und wird zur Arteria mesenterica (Felix) wie bei Amphibien.

Nachdem wir die intermediäre Zellmasse mit dem peripheren Mesoderm der Selachier verglichen haben und nachdem wir wissen, daß die bluthaltigen und leeren Gefäße auf dem Dotter sich den axialen, embryonalen Gefäßen erst allmählich anschließen, so liegt in dieser Annahme einer späteren Verbindung der Stammvene mit dem Herzen nichts Unwahrscheinliches.

Andererseits steht aber diese Annahme mit der Auffassung der Stammvene als Cardinalvene im schärfsten Widerspruch, denn diese entsteht bei allen Wirbeltieren zunächst gerade mit dem Stück des späteren Ductus Cuvieri und entwickelt sich von hier aus kranialwärts und kaudalwärts.

Es wären folglich zwei Auffassungen möglich:

Entweder ist das Venenendothel des Blutzellenstranges als echte Cardinalvene aufzufassen, dann müßte von Anfang an mit der Bildung dieses Gefäßes auch die Strecke vom Herzen bis zur intermediären Zellmasse hergestellt worden sein. Das heißt, man müßte frühzeitig eine Fortsetzung der unpaaren Cardinalvene nach vorne als leeres feines Gefäß lateralwärts in die Region der Vorniere und durch diese hindurch, sodann ventral zum Herzen nachweisen können, wie das später, allerdings noch vor Beginn des Kreislaufs, auch nachzuweisen ist.

Die Cardinalvene wäre also erst kaudal von der Vorniere verschoben und besäße eine mediale Lage zum Vornierengang, im Gegensatz zu der ebenso früh gebildeten Vena cardinalis der Amphibien und Cyclostomen, welche lateral vom Vornierengang liegt; oder das Endothel der intermediären Zellmasse ist nicht der Vena cardinalis zu vergleichen, d. h. die Stammvene ist nicht homolog der Cardinalvene, dann müßte man eine sekundäre Verbindung der Stammvene mit der echten Cardinalis hinter der Vorniere annehmen, und es wäre dann die Frage nach der Fortsetzung der echten Vena cardinalis kaudal von der Vorniere aufzuwerfen.

Zu lösen sind diese Zweifel nur durch eine genaue Beobachtung und einen Vergleich mit dem Verhalten dieser Teile bei Ganoiden. Ich verschiebe deshalb die weitere Besprechung auf das nächste Kapitel.

Zum Schluß wäre noch die Frage nach dem vorderen Ende der Cardinalvene oder Stammvene zu erörtern. SOBOTTA hält es für wahrscheinlich, daß die Venenendothelien anfangs nur im Bereiche der Blutstränge, also der intermediären Zellmassen vom 8. Urwirbel ab sich bilden, da die Cardinalvene überhaupt kein primäres Gefäß sei. Danach hätte also die Cardinalis anfänglich keine Verbindung mit dem Herzen und würde mit der gleichfalls sehr frühzeitig sich anlegenden Cardinalvene der Petromyzonten und Amphibien nicht zu vergleichen sein. Auch SWAEN und BRACHET erwähnen keine Fortsetzung der Cardinalis im Bereiche der Vorniere zum Herzen.

Wenn bei Belone nach SOBOTTA die Cardinalvene fehlt und die Blutstränge sich mit der Aorta verbinden, so wäre, die Richtigkeit der Beobachtung vorausgesetzt, diese Verbindung ein entschieden primitiver Befund.

Da aber noch jede brauchbare Darstellung der Morphologie der ersten Gefäßbahnen im Embryo und auf dem Dotter für Knochenfische fehlt, so müssen alle diese Fragen zunächst zur Beantwortung zurückgestellt werden.

Das aber mag zunächst als feststehendes Ergebnis angenommen werden, daß die intraembryonale Blutbildung bei den Embryonen der meroblastischen Knochenfische nicht als primitiver Zustand (SOBOTTA) aufgefaßt werden darf.

Doch kommen während der Blutbildung bei Teleostiern alle jene wesentlichen Vorgänge wieder zur Beobachtung, die bei der Blutbildung der Selachier, Amphibien und Cyclostomen Erwähnung fanden.

Die erste Blut- und Gefäßbildung bei Ganoiden.

Die Gastrulation und Keimblätterbildung bei den holoblastischen Knorpelganoiden soll nach den in der Literatur vorhandenen spärlichen Mitteilungen mit jener bei Amphibien übereinstimmen.

Danach wäre zu erwarten, daß auch die erste Anlage des Blutes und der Gefäße sich nicht anders verhalten sollte. Was ich aber an einigen guten Serien von Accipenserembryonen der v. Kupfferschen Sammlung sah, spricht nicht dafür.

Bei einem Embryo von 58 Stunden, bei dem die Blutanlage in voller Entwickelung sich findet, aber noch keine Blutzelle in die Cirkulation eingetreten ist, fehlt ein unpaarer medianer Blutzellenstreifen, wie bei den Amphibien.

Ein Blutzellenstreifen ist wohl vorhanden, derselbe besitzt aber hier eine andere Form. Er liegt als hufeisenförmiger Streifen in symmetrischer Verteilung auf dem Dotter und umgreift den Dotterstiel von hinten her nahe der Embryonalanlage. Ein Vergleich der Figg. 832 bis 837 wird das Verständnis erleichtern. Die Afteröffnung liegt zu dieser Zeit fast genau an der Schwanzwurzel.

Ein wenig weiter kaudal auf dem Dotter überschreitet der Blutzellenstrang die Medianebene (Fig. 836 und 837), um von hier aus links und rechts in geringem Abstand vom Embryo als zellreiches Band kranialwärts zu ziehen und nach kurzem Verlauf, rasch verjüngt, zu enden.

Der Blutzellenstrang besteht zu dieser Zeit schon aus locker liegenden rundlichen oder fortsatzreichen, an Dotterplättchen reichen Zellen. An seiner Oberfläche ist derselbe fast überall von einer einfachen Lage platter Zellen gedeckt, welche sich nach innen bis zum Anschluß an das embryonale Mesoderm fortsetzt.

Verfolgt man die Querschnittserie von der Mitte des Rumpfes kaudalwärts, so trifft man zunächst das Bild der Fig. 832.

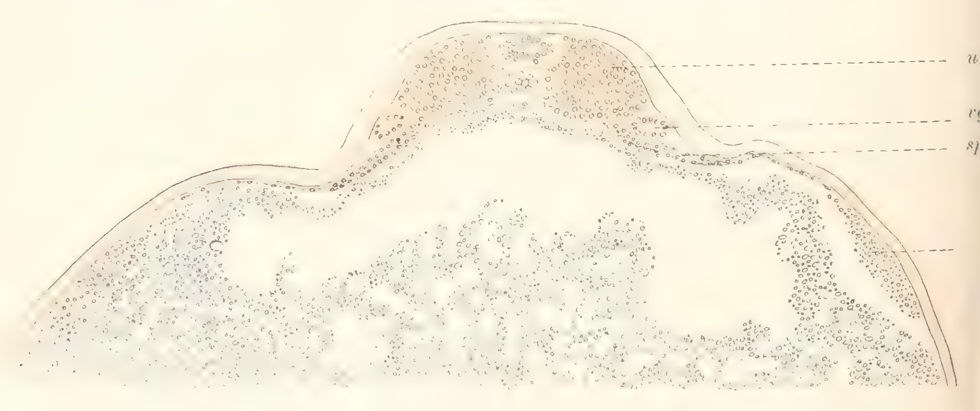


Fig. 832. Querschnitt entsprechend Linie *1* auf Fig. 837 durch einen Embryo von Acipenser sturio von 58h. *u* Ursegment. *vg* Vornierengang. *sp* Seitenplatte. *bls* Blutzellenstrang.

Der Darm ist breit offen wie bei einem Embryo mit großem Dotter und meroblastischer Furchung. Seitlich von den axialen Organen liegen die Urwirbel und haben sich hier von den Seiten-

platten noch nicht abgetrennt. Lateral von der Uebergangsstelle beider ist der Vornierengang quer getroffen. Die Seitenplatte besteht in dem Abschnitt, den man als embryonalen bezeichnen kann, deutlich aus zwei Blättern, die durch den feinen Leibeshöhlenspalt getrennt werden. Lateral von der Grenzfurche ist das Mesoderm der Seitenplatte auf dem Dotter nur mehr einschichtig und läßt sich bis an den Blutzellenstrang verfolgen, der hier nahe seinem kranialen Ende angeschnitten ist. Zwischen Seitenplatte und Entoderm resp. Dotter finden sich dotterbeladene, fortsatzreiche Zellen, welche mit beiden Blättern im Zusammenhang zu stehen scheinen und stellenweise schon deutlich flüssigkeithaltende Lakunen umgrenzen, ohne dieselben mit einer geschlossenen endothelialen Wand auszukleiden.

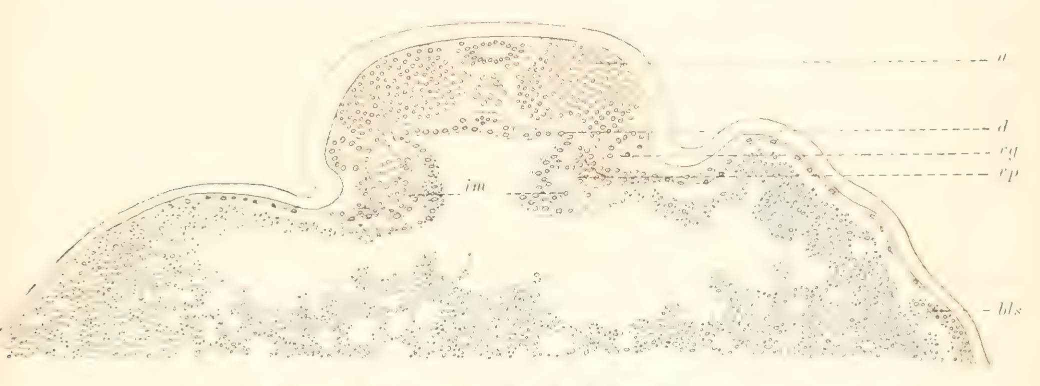


Fig. 833. Querschnitt, der gleichen Serie wie Fig. 832 entnommen, entsprechend Linie *2* auf Fig. 837. *u* Ursegment. *d* Darm. *vg* Vornierengang. *vp* viscerale Cölomwand. *im* intermediäre Zellen. *bls* Blutstrang.



Fig. 834. Querschnitt durch denselben Embryo entsprechend Linie *3* auf Fig. 837. Bezeichnung wie auf Fig. 833.

Ein Schnitt weiter kaudal, Fig. 833, zeigt eine stärkere Abfaltung der Embryonalanlage vom Dotter. Die Darmrinne ist tief. Der Schnitt liegt dicht vor der hinteren Darmpforte. Lateral von der seitlichen Darmwand ist die embryonale Seitenplatte verdickt. Bei vorsichtiger Beobachtung gelingt es, diese Verdickung in zwei Abschnitte einzuteilen. Es läßt sich der Leibeshöhlenspalt auf vielen Schnitten durch eingelagertes Pigment erkennen (Fig. 834), und dann ergiebt

sich, daß die Verdickung durch eine Zellmasse bewirkt wird, die der Splanchnopleura gegen den Darm zu anliegt und von ihr nicht deutlich abgrenzbar erscheint. Außerdem liegen auch hier einzelne freie Zellen zwischen Darmwand und der verdickten Seitenplatte, stehen aber nur mit letzterer in deutlicher Verbindung, als ob sie sich von derselben ablösen würden.

In etwas geringerer Entfernung von der embryonalen Grenzfurche als früher ist der Blutzellenstrang quer durchgeschnitten, und die einschichtige Mesodermlage am Dotter läßt sich auch über dem Strange noch nachweisen, doch ist sie hier mehr lückenhaft aus einzelnen Zellen oder Zellgruppen gebildet.

Der nächste Schnitt liegt dicht hinter der kaudalen Darmpforte (Fig. 834). Der Darm ist geschlossen, und unter denselben schiebt sich jene Zellmasse ein, welche die Verdickung der Splanchnopleura ausmacht. Dieselbe ist hier eher noch stärker ausgebildet als auf dem früheren Schnitt.

Ein paar weitere Schnitte kaudal münden dicht vor der Afteröffnung die Vornierengänge in den Darm. Auf der Fig. 835 ist linker-

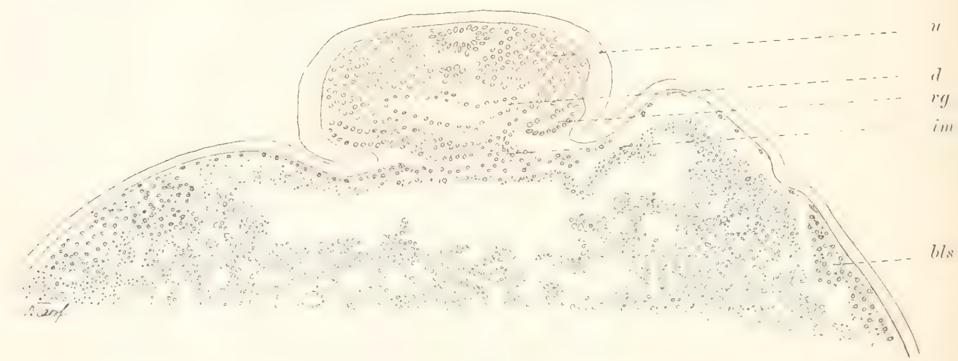


Fig. 835. Querschnitt durch denselben Embryo entsprechend Linie 4 auf Fig. 837. Bezeichnung wie auf Fig. 833.

seits diese Verbindung mit dem Darm zu erkennen, rechterseits folgt dieselbe auf dem übernächsten Schnitt.

Links ist dadurch das Mesoderm geteilt in einen embryonalen Teil, welcher sich unter den geschlossenen Darm schiebt, und einen außerembryonalen auf dem Dotter, welcher an der Stelle des früheren Zusammenhangs noch eine Zellvermehrung zeigt.

Der übernächste Schnitt trifft die Afteröffnung, und die folgenden bringen schon das Bild des freien Schwanzes. Das embryonale Mesoderm ist hier unter dem Darm zu einer zusammenhängenden Schichte vereinigt, an der wir aber in der Medianebene eine eigentümliche wulstige Verdickung erkennen können, welche dadurch von Bedeutung erscheint, daß sie weder vom Ektoderm noch vom Entoderm scharf abgrenzbar ist. Es hängen hier die drei Keimblätter zusammen.

Das außerembryonale Mesoderm auf dem Dotter besteht zwischen den beiden Blutsträngen aus einer nicht dicht geschlossenen Lage abgeplatteter, fortsatzreicher, netzförmig zusammenhängender Zellen, unter welcher stellenweise rundlichere Elemente auf dem Dotter und eingegraben in demselben sichtbar werden.

Auf den folgenden Schnitten rücken die beiden Querschnitte des Blutzellenstranges näher zusammen, und endlich ergiebt ein Querschnitt die Vereinigung beider (Fig. 836). Wir können auch hier die

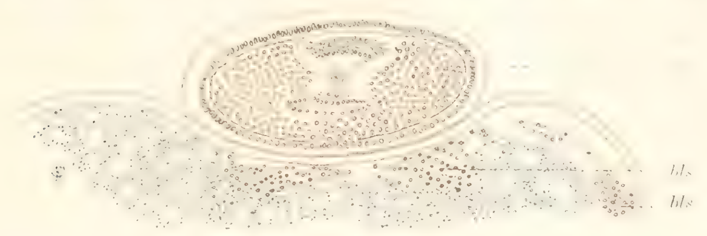


Fig 836. Querschnitt durch denselben Embryo entsprechend Linie *5* der Fig. 837. *m* Mesoderm. *bls* Blutzellenstrang.

rundlicheren Zellen des Stranges von den flacheren Deckzellen unterscheiden.

Ergänzen wir noch die Querschnitte durch den sagittalen Medianschnitt der Fig. 837, und tragen wir die Lage der Querschnitte ein, so genügen diese Angaben zur topographischen Orientierung und sie

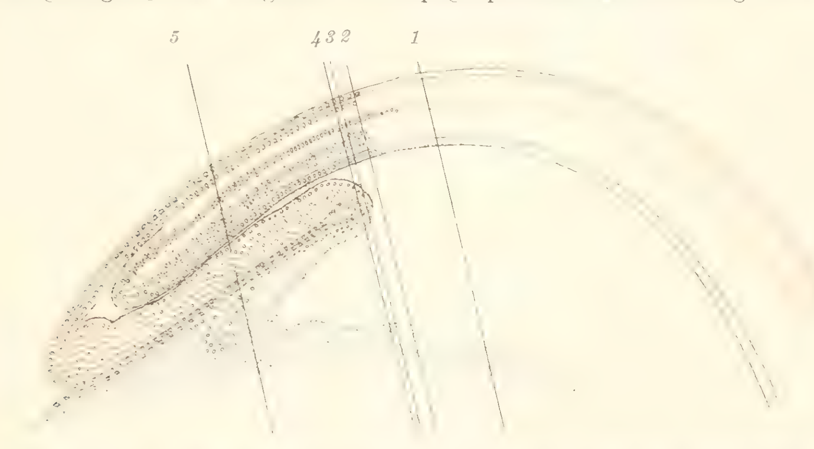


Fig. 837. Sagittaler Medianschnitt durch einen Embryo von Acipenser von 60h. Die Linien *1*—*5* geben die Lage der Schnitte Fig. 832—836 an.

ergeben den Zusammenhang der im Embryo gelegenen Mesodermmasse (*im*) mit dem außerembryonalen Mesoderm auf dem Dotter.

Ob die im Schwanze unter dem Darm gelegene Mesodermmasse auch noch Blutzellen außer der Subintestinalvene liefert, kann ich nicht sagen. Es erscheint mir dies aber für Ganoiden und vielleicht auch für Teleostier nicht wahrscheinlich zu sein.

Wie ist nun dieses von Amphibien so sehr abweichende Bild zu erklären? Leider fehlen mir fast alle Vorstadien zur Untersuchung. Statt einer Erklärung kann ich daher nur eine Vermutung setzen.

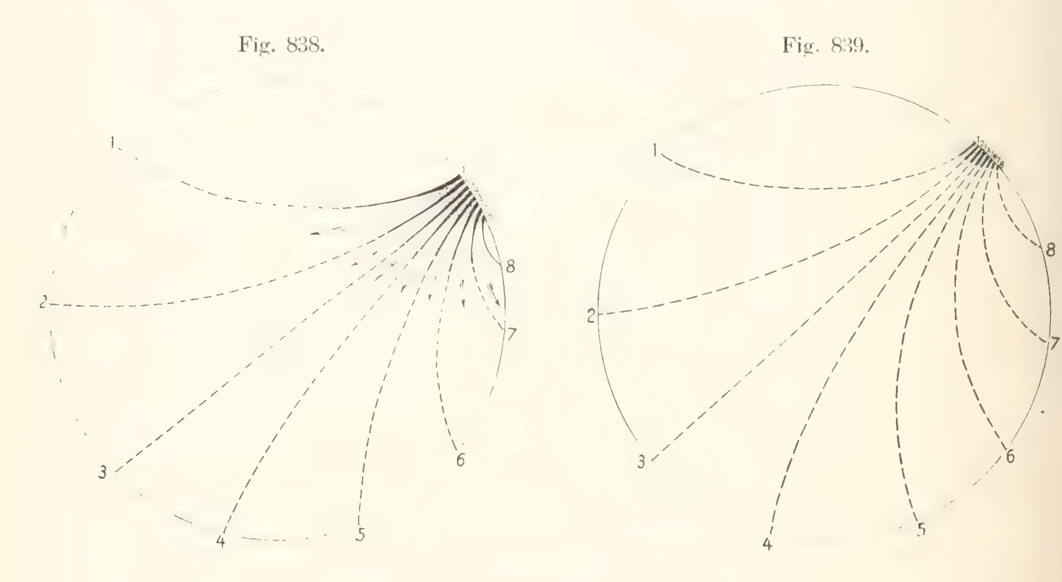
Die Lage des Blutzellenstranges, der aus dem peripheren Mesoblast (Selachier) oder aus dem ventralen Mesoblast (Amphibien) gebildet wird, resultiert aus dem Verlauf der Gastrulation oder der Um-

wachsung: d. h. die Bildung des Blutmesoderms steht in Beziehung zum Urmund.

Wir müssen deshalb für Accipenser wohl annehmen, daß die Umwachsung des Dotters nicht in der Weise wie bei Amphibien erfolgt, sondern vielmehr dem Vorgang bei echten meroblastischen Eiern (Selachier) ähneln wird, denn der Blutstrang entsteht nicht unpaar und ventral am Dotter, sondern paarig auf der seitlichen Dotteroberfläche. Wenn aber bei Torpedo die Blutbildung von dem Mesoderm fast des gesamten Umwachsungsrandes ausgeht, so ist dies bei Accipenser offenbar nicht der Fall.

Es scheint anfänglich allerdings eine langsame Umwachsung des Dotters stattzufinden, wie bei Selachiern, es muß aber dann der Rand des kleinzelligen Keimes frühzeitig eine verschiedene Wertigkeit in

Fig. 838. Fig. 839.



seinem vorderen und hinteren Abschnitt erlangt haben, so, daß der kaudale Abschnitt allein echten Urmundcharakter behielt und hier der Vorgang der Materialbereitstellung zur Blutbildung sich dementsprechend steigerte. Der kraniale Abschnitt hingegen verlor den Wert einer Urmundlippe und erreichte dadurch die Möglichkeit rascher, durch alleinige Ausbreitung des Ektoderms über den Dotter, die Umwachsung zu vollenden, während die Mesodermdecke auf demselben erst viel später hergestellt wird.

Trotzdem scheint aber in einem älteren Stadium bei kleinem Dotterloch rings von den Blastoporuslippen Mesoderm auszugehen, wenigstens sind die Bilder, die Dean (1895) für Accipenser giebt, nur in diesem Sinne deutbar.

Es könnte dann der Ablauf des Umwachsungsvorganges vielleicht in der Weise erfolgen, wie ihn die schematische Figur (Fig. 838 u. 839) darstellt.

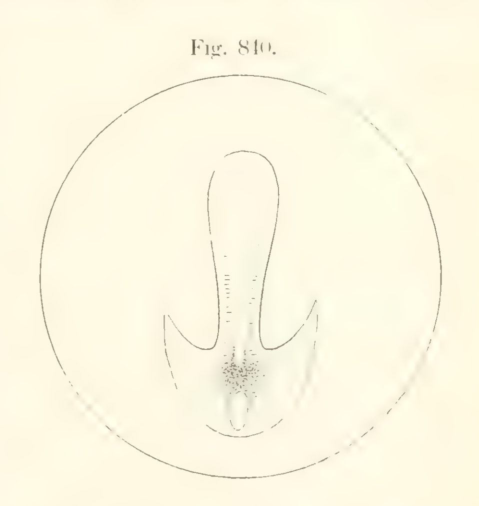
Die Linien *1—1* bis *8—8* zeigen die Größe der umwachsenen Dotteroberfläche bis zur Bildung des engen Dotterloches (*8—8*) mit beliebig gewählten Zeitunterschieden an. Auf allen Linien deutet der volle, kaudale Linienabschnitt jenen Teil des Keimscheibenrandes an, der mit seinen sonstigen Bildungen auch Blutzellenmaterial liefert oder doch mit der Lieferung desselben in enger Beziehung steht.

Der punktierte Abschnitt der Linien entspricht jenem Teil des Keimscheibenrandes, welcher seine volle Wertigkeit als Urmund (cänogenetisch) verloren hat, indem hier nur mehr das Ektoderm über den cellulären Dotter sich schiebt.

Dabei läßt sich aus dem Schema erkennen, daß der kaudale Abschnitt auf den Linien *1—8* immer kleiner wird, während er im Verhältnis zum punktierten Anteil, von der Linie *1* angefangen bis zur Linie *8*, stetig zunimmt, so daß endlich die Linie *8*, welche dem kleinen Dotterloch entspricht, in ganzer Ausdehnung voll ausgezeichnet erscheint, also hier die gesamte Blastoporuslippe echten Urmundcharakter besitzt.

Auf dem Schema ist ferner das mit dem Urmund genetisch in Beziehung stehende Blutzellenmaterial (peripheres Mesoderm der Selachier) in dem fein punktierten Feld zu suchen, und seine Form, von der Fläche gesehen, ist in Fig. 840 skizziert. Wir bekommen so die Form und Lage der Blutzellenanlage heraus, wie ich dieselbe an der Hand der Serie beschreiben konnte, nur mit dem Unterschied, daß hier der Blastoporus längst verschwunden ist.

Fig. 840.



Während also bei Torpedo der ganze Keimscheibenrand Urmundcharakter behält und mit Ausnahme seines hinteren Umfanges peripheres blutbildendes Mesoderm liefert (wie, ist hier einerlei), ist danach bei Ganoiden die Bildung des peripheren Mesoderms gerade gegen die dorsale Blastoporuslippe und damit gegen das kaudale Ende der Embryonalanlage konzentriert, obwohl zuletzt doch noch vielleicht vom ganzen Blastoporusrand (Linie *8*) Mesoderm ausgeht. Diese Verschiebung des zelligen Materials des Keimrandes gegen die dorsale Urmundlippe muß hier zu einer Verdichtung und Aufstauung der Zellen führen, welche auf den beiden Schemata durch die Verdickung der vollen Linien und durch die engere Stellung der feinen Punkte ausgedrückt wurde.

Es kommt bei Ganoiden am kaudalen Ende des Embryo zur Bildung eines Endknopfes wie bei Teleostiern.

In demselben wird auch das periphere Mesoderm zum Teil so weit median verschoben, daß es von hier aus in die Embryonalanlage als intermediäre Zellmasse verlagert wird, welche also bei Ganoiden

zum erstenmal in Erscheinung tritt; denn die in Fig. 833—835 mit *im* bezeichnete Zellmasse muß als intermediäre Zellmasse (siehe Teleostier) bezeichnet werden.

Ein Querschnitt durch den neurenterischen Kanal eines jüngeren Embryo (Fig. 841) bringt die Aufstauung des Materials gut zum Ausdruck. Da der Schnitt vor dem Endknopf liegt, so sind die drei Keimblätter voneinander abgrenzbar, doch gehen sie in der Begrenzung des neurenterischen Kanales ineinander über.

Wir sehen ferner, wie eine dünne Mesodermschichte den Dotter deckt. Es wird eben bei Accipenser der größte Teil des Dotters erst allmählich von der Stelle des zusammengeschobenen peripheren Mesoderms mit einer einschichtigen, sehr dünnen Lage mesodermalen Gewebes überzogen, und wir sehen, daß dieser Prozeß hier noch nicht zur Einhüllung des ganzen Dotters geführt hat.

Dieser Versuch einer Erklärung der Gastrulation bei Accipenser deckt sich in vielen Punkten mit jener, die Dean (1895) für die

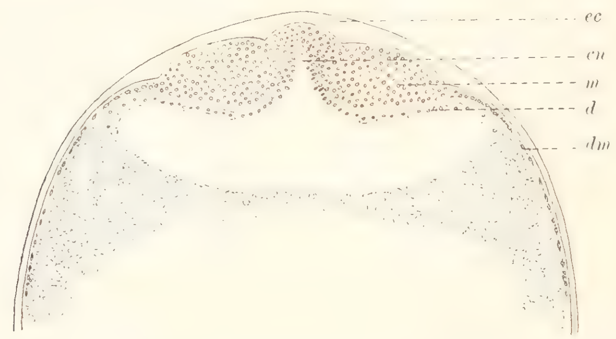


Fig. 841. Querschnitt durch den Canalis neurentericus eines Embryo von Acipenser. *ec* Ektoderm. *cn* Canalis neurentericus. *m* Mesoderm. *d* Entoblast. *dm* Dottermesoblast.

Ganoiden gegeben hat und in welcher er die Teleostiereigenheiten für Amia besonders hervorhebt. Vielleicht wäre dementsprechend bei Amia eine ausgedehntere intermediäre Zellmasse zu finden.

Der Vorgang der Zellenverschiebung im Keimscheibenrand gegen die dorsale Blastoporuslippe setzt bei Ganoiden wohl ziemlich spät ein und verläuft langsam. Deshalb ist einerseits die intermediäre Zellmasse erst weiter kaudal im Rumpfe des Embryo zu finden als bei Teleostiern (Salmoniden), und andererseits kommt es wohl noch zu einer Mesodermbildung außerhalb des Embryo um das Dotterloch.

Denken wir uns diesen Vorgang der Zellenverschiebung in den Endknopf aber früher und energischer auftretend als bei Ganoiden, so wird er im äußersten Falle a l l e s blutbildende Material an die dorsale Blastoporuslippe schieben, und die Umgebung des Dotterloches wird zu keiner Zeit in voller Ausdehnung echten Urmundcharakter zeigen.

Aus dem Endknopf wird das Zellmaterial aber nunmehr auch v ö l l i g i n d i e E m b r y o n a l a n l a g e als intermediäre Zellmasse differenziert werden und muß erst sekundär ihren Weg auf den Dotter nehmen.

So denke ich mir den Vorgang bei den Eiern nicht-pelagischer Teleostier mit großem Dotter (Salmoniden) aus dem Vorgange der Blutbildung bei Ganoiden hervorgegangen und halte es für sehr möglich oder vielleicht für wahrscheinlich, daß die pelagischen kleinen Eier der Teleostier mit sehr rascher Umwachsung primitiveren Typus der Blutbildung (ähnlich den Ganoiden) insofern bewahrt haben, daß bei kleinem Dotterloch auch noch von der Urmundlippe rings um das Dotterloch Mesoderm auf den Dotter differenziert wird.

Diese Ansicht von der Mesodermbildung bei Teleostiern weicht wesentlich von jener ab, die WILSON (1891) in folgenden Sätzen zum Ausdruck bringt: „The ventral (subvitelline) mesoderm, having in this way lost its function in the Teleost, must be regarded as a rudimentary organ of the gastrula. It always remains very small, and does not form any special organ or set of organs in the embryo".

An Stelle des Blutzellenstranges findet sich bei älteren Embryonen vom Stör, wenn die Zellen abgeschwemmt und das Endothelrohr ge-

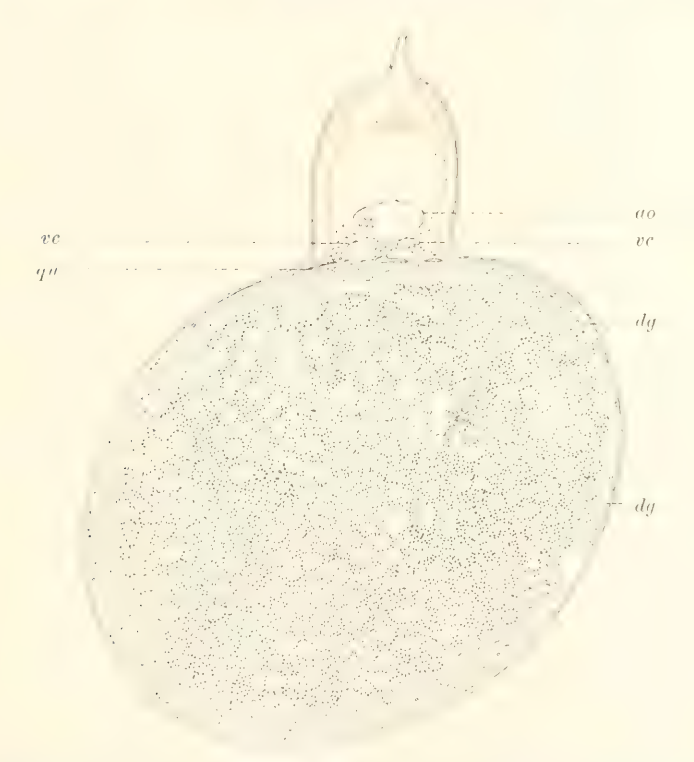


Fig. 842. Querschnitt durch die Mitte des Dotters eines älteren Embryo von Acipenser sturio. *ao* Aorta. *vc* Cardinalvene. *qu* Quergefäß. *dg* Dottergefäß.

schlossen ist, ein weites, median gelegenes, sinusartiges Gefäß im Dotter eingegraben hinter dem After, von dem ein kurzes engeres Gefäß bogenförmig auf der seitlichen Dotteroberfläche nach vorn zieht.

Mein Material reicht nicht aus, um eine genaue Beschreibung

dieser ersten Gefäßbahnen und einen Vergleich mit jenen bei Selachiern zu versuchen.

Betrachten wir zum Schlusse noch einen Querschnitt durch die mittlere Rumpfregion eines älteren Embryo von Accipenser (Fig. 842), so finden wir die Blutzellen von ihrem Entstehungsort abgeschwemmt und in Cirkulation.

Von geschlossenen Gefäßen finden wir im Embryo die Aorta und darunter die paarige Cardinalvene angelegt.

Den Verlauf der letzteren in diesem Embryo möchte ich kurz schildern.

Der Ductus Cuvieri zieht, in den Sinus venosus mündend, von hier aus im Bogen über die vordere und seitliche Leberfläche nach hinten und dorsal über den Dotter und erreicht am vorderen Ende der Vorniere (4. Urwirbel) die Embryonalanlage. Sein Verlauf ist aus Fig. 843 zu ersehen.

Seine kaudale Fortsetzung ist die hintere Cardinalvene. Sie bildet zunächst ein Gefäßnetz zwischen der Vorniere, in welchem, so viel ich sehe, nur ein Längsgefäß, ventral vom Vornierengang besonders bemerkbar wird.

Dieses Gefäß bildet auch die weitere kaudale Fortsetzung hinter der Vorniere (ab 9. Urwirbel), erfährt aber bald eine Verlagerung zum Vornierengang, so daß es nach einer kurzen Verlaufsstrecke mehr dorsal und medial vom Gang liegt.

Gleichzeitig rückt der Vornierengang mit dem Gefäß immer weiter median herein gegen das dorsale Mesenterium. Diese Verschiebung führt endlich im Bereiche des 12.—13. Urwirbels zu einer nachbarlichen Lage beider Gefäße unter der Aorta (Fig. 842).



Fig. 843. Oberflächenbild der Kopfregion eines Embryo von Acipenser nach Kupffer (1893). *DC* Ductus Cuvieri. *Vn* Vorniere.

In dieser Lage ziehen sie kaudal fort, nähern sich aber hinter dem Darmnabel einander so sehr, daß oft nur eine einfach zellige Zwischenwand beide trennt und dann streckenweise beide Gefäße zu einem verschmelzen.

Auf dem Dotter ist schon in diesem Stadium ein Netz geschlossener Gefäße vorhanden, und dieses steht durch eine Reihe nicht deutlich segmental angeordneter Quergefäße auffallenderweise mit der Cardinalvene in offener Verbindung (Fig. 842), während bei den Embryonen aller anderen Wirbeltierklassen (Teleostier ausgenommen) das Dottergefäßnetz an die Aorta angeschlossen wird.

Vor der dorsalen Pankreasanlage meinte ich auch ein Verbindungsgefäß zur Aorta gesehen zu haben, doch getraue ich mir keine sichere Entscheidung zu. Es müßte aus einem solchen Gefäß die spätere Arteria mesenterica hervorgehen.

Dieses Verhalten der Cardinalvenen beim Stör ist für die Be-

urteilung der Cardinal- oder Stammvene der Knochenfische von größtem Wert.

Sehen wir nämlich schon bei Ganoiden, trotz kaum nennenswerter intraembryonaler Blutbildung, eine mediane Verlagerung der Cardinalvenen bis zu ihrer Verschmelzung eintreten, so ist die unpaare Stammvene der Knochenfische zunächst nicht als eine Teilerscheinung der Blutentstehung im Embryo aufzufassen, sondern es ist wohl die Ansicht zutreffend, daß die intermediäre Zellmasse (nach meiner Auffassung = peripheres blutbildendes Mesoderm) erst sekundär den Cardinalvenen sich anschließt, welche als Produkt des embryonalen (axialen) Mesoderms selbständige Genese besitzen.

Es wird ferner durch den Verlauf der Cardinalvenen beim Stöhr die Frage nach dem vorderen Ende der Stammvene der Knochenfische fast sicher dahin beantwortet, daß die Gefäßendothelien für die Cardinalvene sich nicht nur im Bereich der intermediären Zellmassen (vom 8. Urwirbel kaudalwärts) bilden, sondern vielmehr auch kranial davon entstehen und eine primäre Verbindung der Cardinalvene (Stammvene) mit dem Herzen herstellen, in dem auf p. 1152 besprochenen Sinne.

Endlich erweist sich der Anschluß der aus dem peripheren Mesoderm entstandenen Gefäße (Dottergefäßnetz) an die Cardinalvenen (Stammvene), anstatt an die Aorten, als eine schon bei Ganoiden, trotz ihrer vorwiegend extraembryonalen Blutbildung, vorhandene Erscheinung und darf nicht als Klasseneigentümlichkeit der Knochenfische allein angesehen werden.

Es fällt dieser Vorgang mit einer frühzeitigen medianen Verschiebung zusammen, welchen die embryonalen Organe vom 9. Urwirbel kaudalwärts erfahren.

Ueber die Ursachen derselben läßt sich zur Zeit nichts sagen.

Vergleichendes.

Bei den noch ungenügenden Beobachtungsergebnissen über die Mesoderm-, Blut- und Gefäßbildung bei Teleostiern wie Ganoiden ist ein Vergleich derselben mit der genau beschriebenen Bildung dieser Teile bei Selachiern und Amphibien ins einzelne nicht möglich. Es sollen aber hier wenigstens die wichtigsten in Frage kommenden Punkte berührt werden.

Eine genaue, womöglich auch experimentelle Untersuchung müßte zunächst den Beweis erbringen, daß die intermediäre Zellmasse aus homologen Teilen des Eies hervorgeht, wie der periphere und ventrale Mesoblast, und daß das Material bloß eine topographische Verlagerung erfährt.

Vielleicht ergiebt sich dabei ein gewisser gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen der Schnelligkeit der Umwachsung und der Verschiebung des Materials.

Jedenfalls haben wir anzunehmen, daß die Umwandlung des cänogenetischen Urmundrandes in den Umwachsungsrand bei Selachiern (p. 1119) spät, bei Teleostiern viel früher erfolgt.

Bei Selachiern und Amphibien entstehen die ersten Dottergefäße als wandungslose Rinnen. Ebenso bei Teleostiern, und auch ihre Anordnung zeigt insofern Uebereinstimmung, als bei großem Dotter eine paarige Rinne auftritt, welche langsam über den Dotter sich schiebt, wie der Randsinus der Selachier, während bei kleinerem Dotter

die Möglichkeit für die sofortige Anlage einer ventralen medianen unpaaren Rinne vorliegt, wie bei Amphibien. Die erste Form ist aber wohl als die primitivere anzusehen.

Zu Gefäßen werden diese Rinnen bei Selachiern und Amphibien erst durch die Elemente des peripheren oder ventralen Mesoderms umgewandelt. Das ist auch für Teleostier sehr wahrscheinlich, nur muß sich dieser Vorgang durch die Verlagerung des peripheren Mesoderms in die Embryonalanlage verzögern. Eine weitere Uebereinstimmung liegt ferner darin, daß dieses Mesoderm (intermediäre Masse) ununterbrochen, indem es den After umfaßt, in den Schwanz des Embryo einzieht und hier ventral und median vom Darm seine Lage nimmt; also völlig übereinstimmend mit dem Verhalten bei Selachiern und Amphibien.

Es geht daraus ebenso auch die Subintestinalvene des Schwanzes hervor, welche sich kranial in die paarige oder unpaare Dottervene fortsetzt.

Ein wesentlicher Unterschied ist aber darin zu sehen, daß bei Teleostiern die ersten Dottergefäßanlagen als wandungslose Rinnen ohne jede Beziehung zu den Blutanlagen (intermediäre Zellmasse) entstehen und deshalb wohl auch viel leichter einer sekundären Umformung unterliegen, so daß ein größerer Wechsel der Form begreifbar wird.

III. Entwickelung der extraembryonalen Gefäße der Reptilien.

Von **Rückert**.

Die nachstehende Beschreibung gründet sich im wesentlichen auf eigene Untersuchungen, die ich bei verschiedenen Sauriern, vor allem dem Gecko[1] (Platydactylus mauretanicus), dann auch Lacerta und Anguis angestellt habe. Die übrigen Reptilienordnungen sollen, da mir über ihre Gefäßentwickelung keine eigenen Erfahrungen zu Gebote stehen, kürzer und im Anschluß an die Saurier behandelt werden.

1. Saurier. (Nach eigenen Untersuchungen.)

a) Platydactylus mauretanicus.

Die frühe Entwickelung des Gecko wurde von Will (1893) in ein ersehr gründlichen Arbeit behandelt, welche sich aber nur auf die Keimblätterbildung erstreckt und die Gefäßentwickelung nicht berücksichtigt, abgesehen von einer Anzahl hübscher Flächenbilder der Area vasculosa bei auffallendem Licht.

Die ersten Spuren von Gefäßanlagen beim Gecko fanden sich in dem durch Fig. 844 wiedergegebenen Stadium. Die Abbildung zeigt einen länglichen, bei durchfallendem Licht dunklen, Embryonalschild, umgeben von einer helleren Zone des Blastoderms, die wir mit Kupffer (1878) Area pellucida nennen [Area intermedia Will's[2])]. Der den hellen Fruchthof umschließende Keimwall (dunkler Fruchthof) ist in die Zeichnung nicht mitauf-

---

1) Dieses Material verdanke ich zum Teil der russischen zoologischen Station in Villafranca, insbesondere meinem Freunde v. Davidoff, zum Teil Herrn Professor Sewertzoff in Kiew.

2) Der Ausdruck stammt von Strahl, wurde aber von ihm nur für die zwischen dem Mesoblasthof und Keimwall befindliche Zone der A. pellucida der Eidechse angewandt.

genommen, weil die erste Gefäß- und Blutbildung sich beim Gecko durchaus innerhalb der A. pellucida abspielt, seine Lage ist aber aus Fig. 849 zu ersehen.

Am hinteren Ende des Embryonalschildes der Fig. 844 springt die bereits etwas in die Länge gezogene Primitivplatte (WILL) zapfenartig in den Schild nach vorne vor. Sie zeigt in ihrem vorderen Abschnitt eine hufeisenförmig gekrümmte (in der Figur helle) Primitivrinne. Diese letztere als Gastrulaeinstülpung aufzufassende Einsenkung wird vorne von einem dunklen Streifen umsäumt, der bei auffallendem Licht deutlich vorspringenden vorderen (dorsalen) Blastoporuslippe. Das zwischen den Schenkeln der Primitivrinne gelegene Feld der Primitivplatte, das ebenfalls etwas gegen die Oberfläche vorragt, gehört schon zur ventralen Urdarmwandung. Es ist das bekannte dem Dotterpfropf der Amphibien homologe Gebilde in der Primitivplatte der Reptilien, das beim Gecko von WILL als „Entodermpfropf" beschrieben wird. Von da nach rückwärts flacht sich die Primitivplatte allmählich ab und endet ohne scharfe Grenze gegen die Area pellucida zu. Der kaudale Teil der Primitivplatte entspricht dem Gebiet der hinteren (ventralen) Urmundlippe. Ein lippenartiger Vorsprung kommt aber, wie aus dem Gesagten erhellt, an dieser Stelle nicht zur Ausbildung, vielmehr verlieren sich die divergierenden Schenkel der vorderen Lippe allmählich nach hinten zu, ohne zur Bildung einer hinteren Lippe zusammenzutreten.



Fig. 844. Embryonalschild von Platydactylus mit hufeisenförmigem Urmund. Bei durchfallendem Licht. Der Schild umgeben von einem Teil der A. pellucida In ihr der Mesoblasthof und in diesem hinten als dunkle Flecke die Vorstufen der Blutinseln. Die Striche *846* und *847* geben die Schnitte der gleichnamigen Figuren an.

Spezielle Beachtung verdient mit Rücksicht auf die Gefäßentstehung das Verhalten des Mesoblast, dessen Ausbreitung schon an Fig. 844, besser noch an dem Schema der Fig. 845 zu überblicken ist. Das mittlere Keimblatt bildet hier im Bereich des Embryonalschildes paarige Platten, die beiderseits von der Mittellinie über reichlich die hintere Hälfte des Schildes sich ausdehnen. Diese Mesoblastflügel nehmen hinten von der dorsalen Urmundlippe und davor von der Darmwandung zu beiden Seiten der Chordaanlage ihren

Ursprung. Ihre Vorderränder verlaufen divergierend nach außen und vorne zum Schildrand, wobei sie eine vordere mesoblastfreie Zone (*mf*) des Schildes von hinten umfassen.

Peripher vom Schild erstreckt sich das Keimblatt in die Area pellucida und bildet hier einen die Embryonalanlage seitlich und von hinten umschließenden halbringförmigen Streifen, den „Mesoblasthof" des hellen Fruchthofes, der sich von der übrigen A. pellucida durch seine geringere Durchsichtigkeit unterscheidet. Dieser extraembryonale Abschnitt des Mesoblast

Fig. 845. Schema der Topographie des Mesoblast und der Blutanlagen nach der Schnittserie der Keimscheibe der Fig. 844 *mf* mesoblastfreie Zone.

dringt hinten am tiefsten in die A. pellucida vor, indem er daselbst vom hinteren Schildrand, speciell der ventralen Blastoporuslippe seinen Ausgang nimmt. Am Seitenrand des Schildes stellt er die laterale Fortsetzung der paarigen Mesoblastflügel dar und verschmälert sich nach vorne zu mehr und mehr.

So bildet beim Gecko wie bei den übrigen Reptilien der Mesoblast ein durchaus einheitliches Blatt, das vom gesamten Urmundrand und von der dorsalen Darmwand entspringt. Man könnte es mit Rabl in einen peristomalen und gastralen Abschnitt einteilen, indessen möchte ich mit Rücksicht auf den Umstand, daß die Blutanlagen in dem den Schild umgebenden Mesoblasthof auftreten, das mittlere Keimblatt vorläufig rein topographisch in einen im Bereich des Schildes gelegenen embryonalen und einen außerembryonalen

Fig. 846.

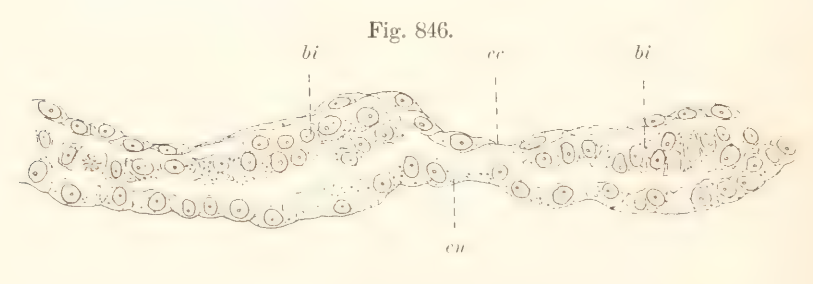


Fig. 847.

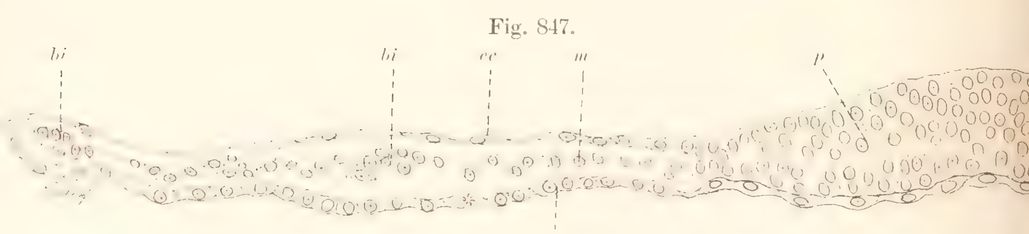


Fig. 846 u. 847. Zwei Querschnitte durch die Keimscheibe der Fig. 844. Lage der Schnitte in Fig. 844 angegeben. *p* Primitivplatte. *ec* Ektoblast. *en* Entoblast. *m* Mesoblast. *bi* Verdichtungen des Mesoblast = Vorstufen der Blutinseln („Platten"). In Fig. 846 ist außer den beiden Platten *bi* kein sonstiger Mesoblast getroffen.

oder peripheren Anteil trennen. Eine rationellere, für alle Wirbeltiere giltige Einteilung desselben soll erst am Schluß in dem Kapitel „Säugetiere“ versucht werden.

Wie bei den Selachiern, so setzt auch bei den Reptilien die Gefäßbildung mit dem Auftreten der „Blutinseln“, d. h. der Anlagen bluthaltiger Gefäße ein. Die ersten Vorstufen solcher erscheinen beim Gecko im kaudalen Abschnitt des Gefäßhofes, und zwar im Flächenbild (Fig. 844) bei durchfallendem Licht als dunkle, d. h. verdichtete, Züge, die, vom kaudalen Ende der Primivplatte, also der Gegend der ventralen Blastoporuslippe ausgehend, mit vorwiegend radiärer Richtung in die A. pellucida ausstrahlen. Die dem Schilde zunächst gelegenen Stränge und Flecken fallen noch in das Bereich des kontinuierlichen Mesoblasthofes, die weiter peripher gelegenen überragen ihn nach hinten, stellen also Ausläufer desselben dar. Auf dem durch das hintere Ende der Primitivplatte der Fig. 844 gelegten Querschnitt der Fig. 847 sind die vordersten dieser jungen Gefäßanlagen (*bi*) innerhalb des peripheren Mesoblast (*m*) zu sehen. Der weiter hinten geführte Schnitt von Fig. 846 zeigt bei stärkerer Vergrößerung zwei schon etwas kräftigere Vorstufen von Blutinseln (*bi*) kaudal von der zusammenhängenden Schicht des Mesoblast. Wie man aus den beiden Schnitten ersieht, sind diese Anlagen Gruppen von Zellen, die im Gegensatz zu den locker, oft nur durch Ausläufer verbundenen Meso-



Fig. 848. Embryonalschild von Platydactylus, etwas älter als in Fig. 844. Bei durchfallendem Licht. Die Primitivplatte (Primitivstreif) als schmaler Längsstreif. In ihr median die Primitivrinne (hell), umfaßt von den beiden Hälften der vorderen (dorsalen) Blastoporuslippe (dunkel), die seit dem vorigen Stadium aneinander gerückt sind. Davor median die Chordaanlage mit den Mesoblastflügeln. In dem den Schild umgebenden Mesoblasthof hinten die Blutinseln.

blastelementen dichter beisammen liegen und sich breit mit ihren Flächen berühren. Die im einzelnen verschieden geformten, flachen, polyedrischen, cylindrischen und höchstens mit kurzen Fortsätzen versehenen Zellen bilden anfänglich, indem sie nur in 1—2 Reihen zusammentreten, Platten oder flache Stränge von verschiedener Größe.

So lehrt dieses junge, bisher noch nicht dargestellte Stadium der Gefäßentwickelung der Reptilien die in vergleichend-embryologischer Hinsicht wichtige Thatsache, daß hier die Bildung der Blutinseln in einem aus der hinteren (ventralen) Blastoporuslippe entspringenden Abschnitt des Mesoblast beginnt.

Wir wenden uns nun der Weiterentwickelung der Gefäßanlagen zu. In der etwas älteren Keimscheibe der Fig. 848 hat sich die

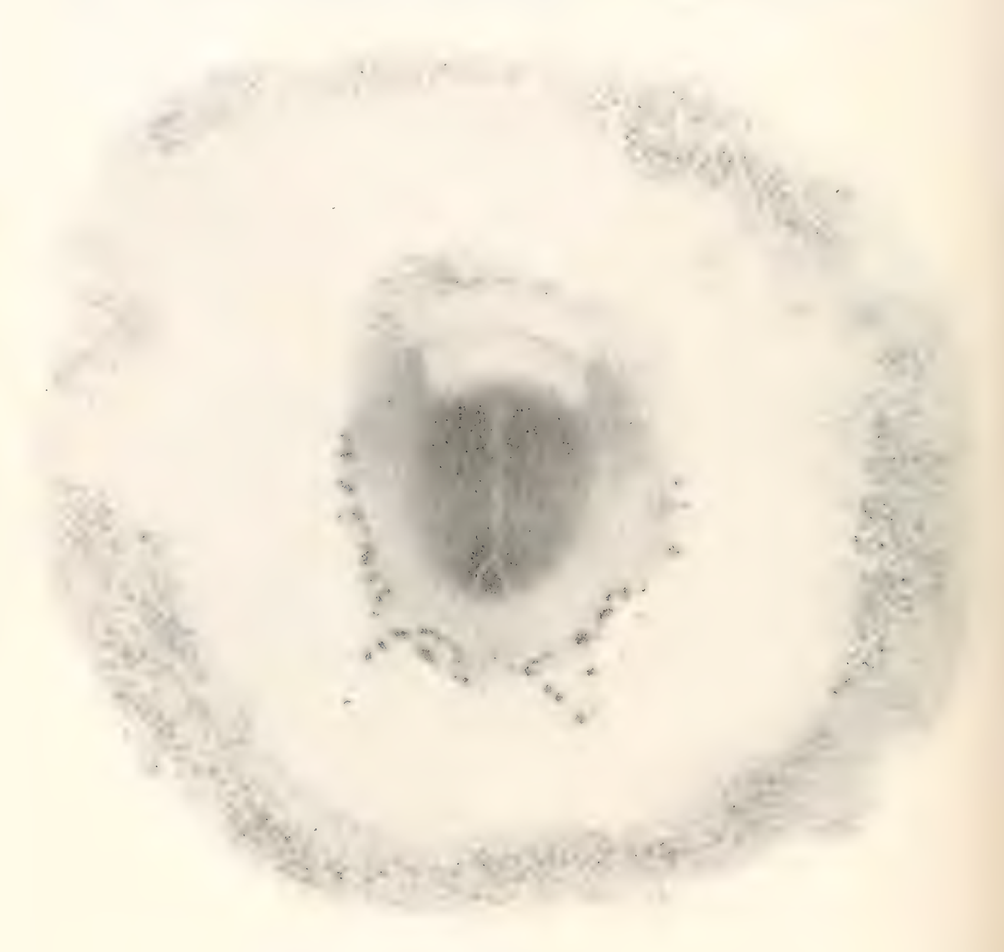


Fig. 849. Keimscheibe von Platydactylus mit etwas weiter entwickeltem Gefäßhof als in Fig. 848. Primitivplatte und Urmund in der Entwickelung zwischen den Stadien der Fig. 844 u. Fig. 848. Der Mesoblasthof überragt den Schild nach vorne in Gestalt paariger Hörner, welche die helle mesoblastfreie Zone seitlich umfassen. Außen von der A. pellucida ein Teil des Keimwalls.

Primitivplatte in die Länge gestreckt, so daß sie jetzt den Namen Primitivstreif verdient. Die Schenkel der dorsalen Urmundlippe (dunkel in der Figur) sind median gegeneinander gerückt und umschließen eine schmale längsverlaufende Primitivrinne (hell). In dem

länger gewordenen Schilde reichen die an ihrem dunkleren Ton kenntlichen Mesoblastflügel (embryonaler Mesoblast) weiter nach vorn, und ebenso ist der den Schild umgebende Mesoblasthof (extraembryonaler Mesoblast) tiefer in die A. pellucida vorgedrungen. Seine vorderen Zipfel haben aber den Vorderrand des Schildes noch nicht erreicht.

Die Keimscheibe der Fig. 849 zeigt, obwohl ihre Primitivplatte auf der Stufe der Fig. 844 zurückgeblieben ist, doch einen weiteren Fortschritt in der Ausbreitung des mittleren Keimblattes. Der embryonale Teil desselben erstreckt sich bis fast zum Vorderrand des Schildes, und die Hörner des extraembryonalen Abschnittes ragen bereits über denselben nach vorne hinaus, indem sie eine vordere mesoblastfreie Zone seitlich umgreifen (Proamniosfeld, hell in der Figur).

Beide Keimscheiben lassen im Randabschnitt ihres Mesoblasthofes die Blutanlagen jetzt deutlicher und in größerer Zahl erkennen als zuvor. In Fig. 848 sind dieselben noch auf den kaudalen Teil des Hofes beschränkt, während sie in Fig. 849 schon die hinteren zwei Dritteile des Schildes umgreifen und sich auf Schnitten bis in die Hörner des Mesoblasthofes nach vorn verfolgen lassen.

In der Umgebung des hinteren Schildumfanges sind die Blutanlagen am zahlreichsten vertreten und strahlen als Ausläufer des Mesoblasthofes tief in die A. pellucida aus. Sie sind daselbst kräftiger und schärfer abgegrenzt als in Fig. 844, weil sie, wie die Schnitte lehren, aus den flachen Zellenplatten jenes Stadiums (Fig. 846 u. 847) sich in dickere, rundliche oder ellipsoide Gebilde umgewandelt haben, in Formen, welche den bekannten „Blutinseln" anderer meroblastischer Wirbeltiereier gleichen (Fig. 850 u. 851). Wie es scheint, können sich mehrere solcher Inseln aus einer größeren Zellenplatte differenzieren und dabei auch durch dünnere Reste der Platte vereinigt bleiben. Vermutlich wird ein Teil der leeren Endothelröhren, welche später die bluthaltigen Gefäße verknüpfen, aus solchen primären Verbindungen hervorgehen.

Neben Blutinseln von dieser Beschaffenheit finden sich hinten noch zahlreiche verdichtete Zellenplatten des Mesoblast, wie in unserem jüngsten Stadium, vor, was darauf hinweist, daß die Neubildung von Blutanlagen an der Stätte ihres ersten Auftretens noch im Gange ist.

Fig. 850.



(Erklärung s. umstehend.)

Verfolgen wir die am Seitenrande des Schildes inzwischen neu aufgetretenen Blutanlagen, so treffen wir in der Richtung von hinten nach vorn zunehmend jüngere Bildungen, die schließlich wieder die Form der ursprünglichen Zellenplatten aufweisen.

Auch ihre Stärke nimmt im allgemeinen nach vorn zu ab, und zwar nicht nur, weil die vorderen frisch entstanden sind, sondern auch, weil sie bestimmt sind, kleinere Blutinseln zu liefern als die hinteren. Von diesen seitlichen Anlagen befinden sich

relativ wenige (im Gegensatz zu den kaudalen) ganz außerhalb des zusammenhängenden Mesoblast, der Kranz der größeren Inseln liegt vielmehr noch ganz im Bereich dieses Blattes, wenn auch nahe an dessen Außenrand.

In Bezug auf ihr genetisches Verhältnis zu den Keimblättern unterscheiden sich diese Gefäßanlagen von den kaudalen in bemerkenswerter Weise. Um dies zu verstehen, müssen wir von der Thatsache ausgehen, daß der Mesoblast seine Leibeshöhle in kranio-kaudaler Richtung ausbildet. Es erscheint also das Cölom in den zuletzt aufgetretenen vorderen Zipfeln des Mesoblastfeldes zuerst, während es in dem ältesten kaudalen Abschnitt desselben am spätesten auftritt. Dies äußert sich schon im vorliegenden Stadium darin, daß der Mesoblast kaudal vom Schild noch seinen ursprünglichen mesenchymatösen Bau bewahrt hat, während er am seitlichen Schildrand (Fig. 851 bis 854) bereits ein zusammenhängendes ein- bis zweischichtiges, stellenweise schon von engen Cölomspalten durchsetztes Blatt darstellt, dessen Zellen sich durch ihre flache Gestalt von den jugendlich gebliebenen dickeren, stern- oder spindelförmigen Elementen des kaudalen Mesoblastabschnittes unterscheiden. Diese frühzeitigere Differenzierung des Cölomwandmaterials bringt es nun mit sich, daß die in ihrem Bereich befindlichen Blutanlagen nicht im Niveau des Blattes liegen, wie hinten, sondern der Unterfläche desselben anhaften, sei es dem noch ungespaltenen Blatt oder, wenn schon Spaltung vorhanden, der (in Ausbildung begriffenen) Splanchnopleura (Fig. 852). Es ist eben hier bereits die Scheidung des indifferenten Mesoblast in die Cölomwände und die für eine tiefere Schicht bestimmten Blutanlagen im Gange. Diese Differenzierung geht beim Huhn, wie dort ausführlich dargestellt wird, im allgemeinen in der Weise vor sich, daß sich zuerst von der Oberfläche der gemeinsamen Anlage die Somatopleura und sodann die Splanchnopleura abspaltet. Ich glaube, daß sich die Reptilien entsprechend verhalten, wenigstens lassen sich Bilder, wie das der Fig. 852, wo die parietale Leibeshöhlenwand bereits von dem mit der Gefäßanlage (*bi*) noch vereinten Visceralblatt abgehoben ist, nur in diesem Sinne deuten.

Fig. 851.

Fig. 850 u. 851. Zwei Querschnitte durch die Keimscheibe der Fig. 849. Fig. 850 durch den hintersten Abschnitt des Mesoblasthofes wie Fig. 846. Fig. 851 durch die Primitivplatte. *ec* Ektoblast. *en* Entoblast. *m* Mesoblast. *bi* Blutinseln.

Diese vom Mesoblast nach unten vorragenden Blutanlagen des Seitenrandes stehen nun in unmittelbarer Berührung mit dem darunter befindlichen **Entoblast**. Im hinteren Bereich des Seiten-

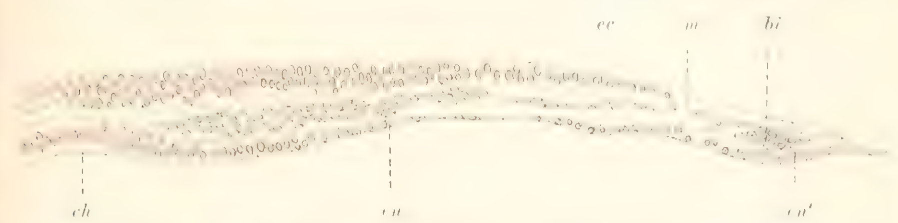


Fig. 852. Querschnitt durch die vordere Hälfte des Schildes (Region des Kopffortsatzes) von Fig. 849. *ec* Ektoblast. *ch* Chordarinne. *en* Darmentoblast (Entoblast des Schildes). *en'* erhöhter Entoblast des Gefäßhofes, am höchsten unter der jungen Blutanlage *bi*. *m* Mesoblast.



Fig. 853.



Fig. 854.

Fig. 853 u. 854. Zwei Querschnitte durch den Vorderrand des Schildes und die Hörner des Mesoblastfeldes aus dem Stadium der Fig. 849. Bei stärkerer Vergrößerung. *ec* Ektoblast. *en* Entoblast. *m* Mesoblast. Fig. 854 ein Paar Schnitte vor Fig. 853.

randes ist dies weniger der Fall. Speciell ganz hinten, zur Seite der Primitivplatte (Fig. 851) liegen sie frei über dem unteren Blatt; es sind das jene älteren Inseln, die im vorigen Stadium innerhalb eines mit dem Entoblast nicht verbundenen Mesoblast aufgetreten sind und die sich jetzt aus diesem Blatt ausschalten. Aber die weiter vorn zur Seite des Kopffortsatzes befindlichen jüngeren plattenförmigen Anlagen zeigen nach vorn zu mehr und mehr einen Kontakt mit dem Entoblast (Fig. 852), so daß man an die Möglichkeit einer Abspaltung derselben (inklusive der sie deckenden Cölomwandstrecke) von diesem Blatt denken muß. Indessen ist mir der Nachweis eines solchen Vorganges zur Seite des Kopffortsatzes nicht möglich gewesen, vielleicht nur deshalb nicht, weil mir das entscheidende Entwickelungsstadium nicht zu Gebote stand.

Aber ganz vorne, im Bereich der Hörner des Mesoblasthofes von Fig. 849, traf ich auf eine deutliche Ablösung der hier ziemlich dotterreichen ersten Gefäßanlagen von dem angrenzenden hohen und ebenfalls dottergefüllten Entoblast. Fig. 853 zeigt eine solche in Abtrennung begriffene Anlage. Weiter kaudal (nicht abgebildet) ist sie schon frei, weiter vorne aber (Fig. 854) verliert sie sich im Entoblast, der infolgedessen mehrschichtig erscheint. Die Anlage hat trotz ihrer Jugend schon eine flachzellige Mesoblastdecke (Cölomwand), die aber noch nicht vollständig von ihr abgetrennt ist (Fig. 853).

Hiernach würden also beim Gecko die kaudalen Blutinseln und damit die Mehrzahl aller Inseln aus dem Mesoblast, die vordersten aber aus dem Entoblast entstehen! Dieser scheinbare Widerspruch dürfte in der Bildungsweise des mittleren Keimblattes seine Erklärung finden. Nach Will entsteht beim Gecko der zuerst auftretende „peristomale" Abschnitt des Mesoblast, also derjenige, in welchem die hinteren Blutinseln erscheinen, keineswegs ausschließlich aus der Primitivplatte, sondern zum andern Teil aus tieferen, von dem Autor als „Entodermzellen" bezeichneten Elementen. Es liegt nun nahe, die im Mesoblast später zum Vorschein kommenden kaudalen Blutinseln, die bei der Differenzierung des Blattes einer tiefen Schicht desselben zugewiesen werden, von solchen entodermalen Bestandteilen des peripheren Mesoblast abzuleiten. In der gleichen Weise führt Ballowitz (1903) die gesamten Blutanlagen der Kreuzotter auf den Entoblast zurück, wie weiter unten dargelegt wird.

Der Unterschied zwischen der Bildung der hinteren und der vordersten Blutanlagen würde, wenn die vorgetragene Auffassung sich bewahrheitet, nur in folgendem bestehen: In dem frühzeitig entstehenden kaudalen Abschnitt des Mesoblast werden die Gefäßanlagen als solche erst kenntlich, nachdem das Blatt seine Beziehungen zum Entoblast aufgegeben hat. Die kaudalen Anlagen erscheinen daher als „mesodermale", in Wirklichkeit wären sie versteckt oder indirekt entodermale. In dem viel später auftretenden vorderen Abschnitt des Mesoblast dagegen sind die Gefäßanlagen schon unterscheidbar zur Zeit, wenn ihr Material vom Entoblast abgegeben wird. Ihre entodermale Entstehung liegt daher klar zu Tage, sie sind im Gegensatz zu den übrigen rein oder direkt entodermal. Die Ursache für ihre frühzeitige Unterscheidbarkeit liegt in dem Zusammentreffen zweier Faktoren, nämlich in dem verspäteten Auftreten des vorderen Mesoblast und der relativ frühen Entwickelung seiner Leibeshöhle. Das für die letztere bestimmte Zellenmaterial differenziert sich daher vorne sofort bei seinem Erscheinen zu den flachzelligen Epithelblättern der Leibeshöhle und ist daher histologisch von dem unter ihm auftretenden Gefäßmaterial von vornherein durchaus verschieden. Hinten dagegen bildet es, gemengt mit dem letzteren, eine Zeit lang eine indifferente Mesoblastschicht, welche sich erst nachträglich wieder in ihre beiden Komponenten zerlegt.

An welcher Stelle des Seitenrandes der eine Entwickelungsmodus dem anderen Platz macht, wäre noch festzustellen.

Es muß auch die Frage, woher das in der A. vasculosa befindliche Cölomwandmaterial eigentlich stammt, vorläufig offen bleiben. Hinten kommt es offenbar vom Urmundrand, vorne hat es zunächst den Anschein, als ob es von den zur Seite der Chordaanlage entspringenden Mesoblastflügeln frei auswüchse. Aber da der periphere Mesoblast an seinem jeweiligen Vorderrand sich in auffälliger Weise zum Entoblast herabsenkt und stellenweise an ihm sich verliert, muß man sehr mit der Möglichkeit rechnen, daß seine Ausbreitung unter Delamination vom Entoblast vor sich geht, wie sich dies für den peripheren Mesoblast auf dem Keimwall des Hühnchens hat feststellen lassen (s. unten). Jedenfalls ist das Cölomwandmaterial überall, soweit es im Bereiche der Blutinseln sich differenziert, mit diesem vorher zu gemeinsamer Anlage verbunden, denn es spaltet sich von der Oberfläche derselben ab. Das ist selbst ganz vorne (Fig. 853), wo die beiderlei Bestandteile von Anfang an in ihren Zellformen unterscheidbar sind, noch zu erkennen.

Diese Art der Blutentstehung beim Gecko würde mit derjenigen von Torpedo gut übereinstimmen, denn auch hier geht der blutbildende periphere Mesoblast aus zwei Quellen, vom Urmundrand und vom Dotterentoblast, hervor, und können daher verspätet auf-



Fig. 855. Embryonalanlage von Platydactylus mit dem Gefäßhofe bei durchfallendem Licht. Stadium: die vordere Amniosfalte aufgetreten, die ersten Urwirbel noch nicht deutlich abgegrenzt.

tretende Gefäßanlagen gleichfalls, ohne die Zwischenstufe des Mesoblast zu durchlaufen, rein entodermal entstehen. Auch die Beobachtungen über die Blutbildung beim Hühnchen stehen, wie wir sehen werden, mit dieser Auffassung nicht in Widerspruch.

Auf die zuletzt beschriebene Keimscheibe folgt ein Stadium (Fig. 855), bei welchem der Schild schon die gestreckte Form des späteren Embryo, aber noch keine scharf abgegrenzten Urwirbel erkennen läßt. Hier soll nur am Flächenbild die weitere Ausbreitung der inzwischen umfangreicher gewordenen Blutinseln besonders in der Richtung nach vorne gezeigt werden.

Der wieder etwas ältere Embryo der Fig. 856 mit 4 Paar Urwirbeln ist von der Ventralseite dargestellt. Die Hörner des Mesoblasthofes streben vor dem Kopf einander entgegen, haben sich aber noch nicht vereinigt. Der Hof hat sich noch weiter verbreitert, die seinen Randabschnitt erfüllenden Blutinseln, welche an diesem Objekt sehr klein sind, beginnen sich zu einem Netze zu vereinigen.

Auf Schnitten zeigt sich, daß die Leibeshöhlenbildung, deren

Fig. 856. Embryo von Platydactylus mit 4 Paar Urwirbeln. Von der unteren Seite (die bisherigen Flächenbilder von oben). Der Gefäßhof bei durchfallendem Licht.

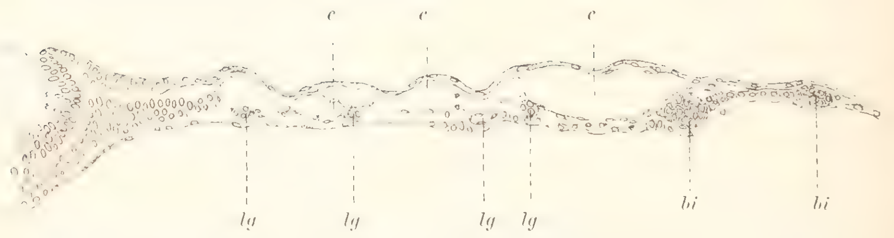
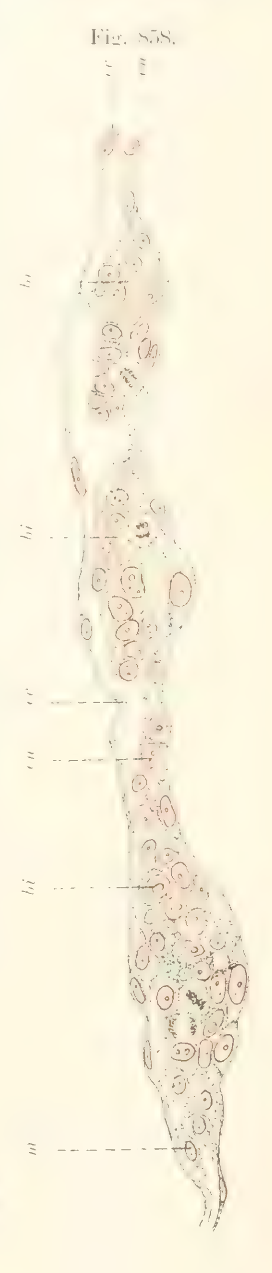


Fig. 857. Querschnitt durch die Keimscheibe der Fig. 856 hinter der Mitte des Embryo. *c* Leibeshöhlenräume. *bi* 2 Blutinseln, zwischen ihnen ein verbindender Zellenstrang. *lg* Anlagen leerer Gefäße.

erste Spuren in den Mesoblasthörnern der Fig. 949 kenntlich waren, sich inzwischen in der Richtung nach hinten über den ganzen Mesoblasthof mit Ausnahme von dessen äußerstem Rande ausgebreitet hat. Im Bereich der vorderen Hälfte des Embryo ist ein weit geöffnetes Cölom entstanden, das peripher bis an die Blutinseln heranreicht, dahinter (Fig. 857) ein System getrennter Leibeshöhlenlücken, die tief in die Zone der Blutinseln hineinreichen und gerade hier am größten sind (weil vermutlich die Cölombildung von da centripetal, wie beim Huhn [s. u.], sich ausbreitet). Die im Bereiche der Leibeshöhle vorhandenen Gefäßanlagen befinden sich nun sämtlich an der

unteren Fläche der Splanchnopleura, zum Teil noch nicht von ihr abgetrennt. Die am weitesten peripher vorgeschobenen Blutinseln liegen nach wie vor außerhalb des geschlossenen Mittelblattes in einer Zone, die nur vereinzelte Mesoblastzellen enthält. Speciell im Kaudalrand des Blutinselringes trifft man unter den zahlreich daselbst vorhandenen Inseln viele noch ganz außerhalb des Mesoblast (Fig. 858 u. 859).


Fig. 858.

Die noch durchweg soliden Blutinseln lassen vielfach (Fig. 859) schon die beginnende Differenzierung einer Endothelwand durch Abplattung der peripheren Zellen erkennen, speciell an ihrem unteren Umfang, welcher, da er keine Cölomwände abzuspalten hat, in dieser Beziehung dem oberen voraneilt. Indes läuft ihre Umbildung zu bluthaltigen Gefäßen an den einzelnen Embryonen sehr verschieden rasch ab. So sind bei dem jüngeren Gecko der Fig. 855 viele Inseln bereits in Höhlung begriffen und mit selbständiger Endothelwand versehen. Wie bei Selachiern so erscheinen auch beim Gecko die Zellen in den soliden Inseln eine Zeit lang undeutlich abgegrenzt.

Während sich so die älteren Blutinseln weiter entwickeln, findet peripher von ihnen besonders hinten auch jetzt noch eine Neubildung solcher Gefäßanlagen statt, wie sich aus dem Vorhandensein der oben (p. 1167) geschilderten Vorstufen derselben entnehmen läßt.

Im vorliegenden Stadium sind schon die Anlagen blutleerer Gefäße zu sehen. Sie erscheinen (Fig. 856) innerhalb des Mesoblasthofes als feine, bei durchfallendem Licht dunkle Züge, die von den Inseln bis zum Embryo sich erstrecken. Durch ihr Auftreten zerfällt der den Embryo umgebende Mesoblasthof, den wir nunmehr, nachdem er in seiner ganzen Breite vaskularisiert ist, als Gefäßhof bezeichnen

Fig. 859.

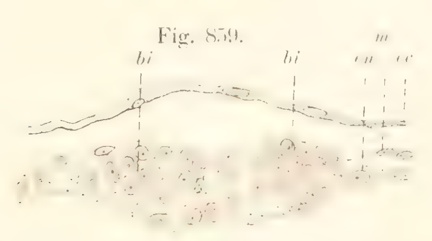


Fig. 858 u. 859. Zwei Querschnitte durch den hinteren Abschnitt des Mesoblasthofes von Fig. 856. Bei stärkerer Vergrößerung. *ec* Ektoblast. *en* Entoblast. *m* Mesoblast. *bi* Blutinseln, dem Entoblast innig angelagert.

dürfen, in zwei Zonen, eine innere der blutleeren und eine äußere der bluthaltigen Gefäße (Blutzone). Auf Schnitten

(Fig. 857 *lg*) zeigt sich, daß die nur durch ihre Zellenarmut von den Blutinseln unterscheidbaren ersten Anlagen der leeren Gefäße häufig nicht nur unter sich, sondern auch mit den Inseln zusammenhängen. Sie werden daher, wie bei den Selachiern, zum Teil in Kontinuität mit den Blutinseln ihre Entstehung nehmen (vergl. auch Fig. 863 von Lacerta mit den von der Blutzone aus nach innen vordringenden leeren Gefäßen). Bei einem andern Teil ist diese Verbindung nur durch einzelne Zellen vermittelt oder gar nicht nachweisbar, so daß man auch beim Gecko an das Vorkommen einer selbständigen lokalen Entstehung derselben denken muß.



Fig. 860. Embryo von Platydactylus mit 12 Paar Urwirbeln nebst dem Gefäßhof. Von unten. Der Gefäßhof bei durchfallendem Licht.

Die weitere Entwickelung dieser zellenarmen Anlagen geht (vergl. Selachier) relativ rasch vor sich. Obwohl viel später aufgetreten als die Blutinseln, sind sie doch in der vorliegenden Keimscheibe im Gegensatz zu den noch ganz soliden Inseln häufig schon in Höhlung begriffen und zum Teil schon zu fertigen Endothelröhren ausgebildet.

Auch in der Blutzone sind bereits leere Gefäße, Verbindungszüge für die Blutinseln, vorhanden als dünne, aber noch solide Zellenstränge (z. B. in Fig. 857 zwischen den zwei Inseln des Schnittes). So ist das spätere Gefäßnetz nun in der gesamten Breite der Area vasculosa angelegt und bedarf nur mehr des innigeren Zusammenschlusses und der vollständigen Höhlung, um in den fertigen Zustand übergeführt zu werden.

Auch im Embryo sind die ersten Gefäßanlagen jetzt wahrnehmbar in Gestalt vereinzelter Gefäßzellen auf den Schnitten.

Bei einem Embryo von 12 Paar Urwirbeln (Fig. 860), mit welchem wir die vorgeführte Entwickelungsserie abschließen, hat sich der Ring der Blutzone vor dem Kopfe und der mesoblastfreien Zone des Blastoderms geschlossen. Die Blutinseln haben sich durch Differenzierung ihrer Elemente in Endothel- und Blutzellen zu bluthaltigen Gefäßen umgewandelt und befinden sich in mehr oder minder vorgeschrittenem Zustand der Höhlung. Der durch die Mitte des Embryo von Fig. 860 geführte Querschnitt der Fig. 861 zeigt am Rande der jetzt weit geöffneten Leibeshöhle (*c*)

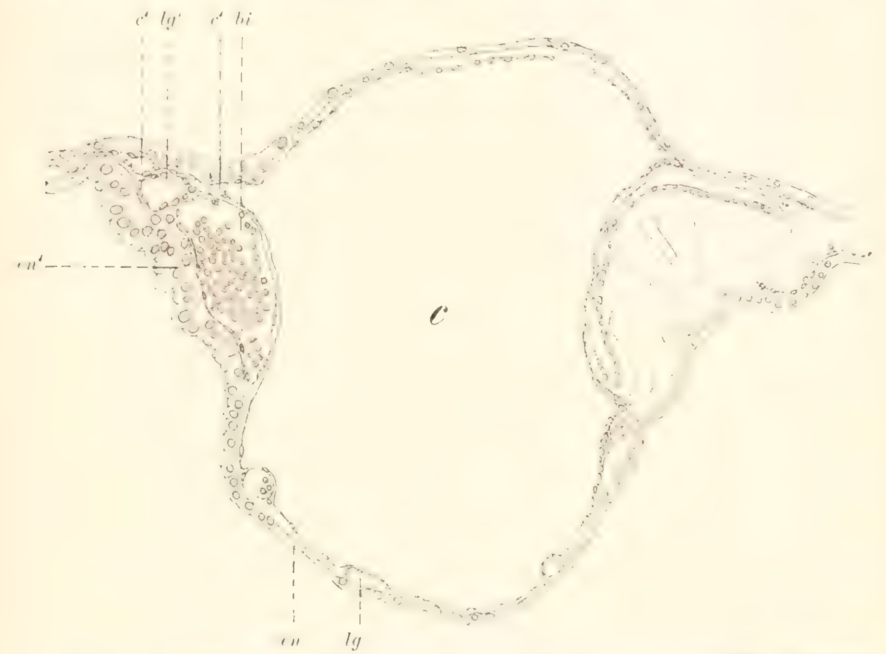


Fig. 861. Querschnitt durch die Mitte des Embryo der Fig. 860. (Schnittstelle in Fig. 860 angegeben.) *c* Cölom. *c'* Leibeshöhlenlücken am Rande von *c*. *en* Entoblast. *en'* hoher dotterhaltiger Entoblast des Bluthofes. *bi* bluthaltiges Gefäß (Derivat einer Blutinsel). *lg* blutleer angelegtes Gefäß. *lg'* Anlage des Randgefäßes.

ein solches Gefäß, dessen Endothelwand von dem in Lockerung begriffenen Blutzellenhaufen partiell abgehoben ist.

Das Cölom (*c* in Fig. 861) erstreckt sich jetzt als einheitliche Höhle rings durch die gesamte Zone der leeren Gefäße. Peripher reicht es vorne nur bis an die bluthaltigen Gefäße heran und setzt sich dann in einen engen, durch Septen zerlegten Leibeshöhlenspalt (*c'* in Fig. 861 und 862) fort bis zum Randteil der Gefäßzone. Weiter hinten dringt es zunehmend tiefer in den Bereich der Blutanlagen vor.

Im hinteren Abschnitt der Blutzone ist die Höhlung der hier größeren Inseln im allgemeinen im Rückstand, hier kommen auch jetzt noch einige solide Inseln vor. Die vordersten Anlagen dagegen sind trotz ihrer späten Entstehung in der Lumenbildung am weitesten voran infolge ihrer Zellenarmut. Die Derivate jener kleinsten Blutinseln erscheinen daher wegen ihres spärlichen Zelleninhalts im Flächenbild wie leere Röhren (Fig. 860, vergl. auch Fig. 863 von Lacerta). In diesen vordersten Gefäßen finden sich beim Gecko

(Fig. 862) nicht selten große dotterhaltige Zellen als Dokument für die ehemalige entodermale Entstehung derselben.

Die früher soliden Ausläufer der Blutinseln (p. 1176) haben sich zu Endothelröhren ausgeweitet, in welche auch schon Blutzellen eingeschwemmt sind. Besser als in der engen Blutzone der Fig. 860 vom Gecko überblickt man in Fig. 863 von Lacerta diese hohlen, zum Teil auch durch einfache Ausbuchtung der Blutinseln entstandenen Verbindungszüge, welche die sternförmig verästelten, in Höhlung begriffenen Inseln zu einem Netz zusammenfassen und sich nach innen in die Zone der leeren Gefäße fortsetzen.

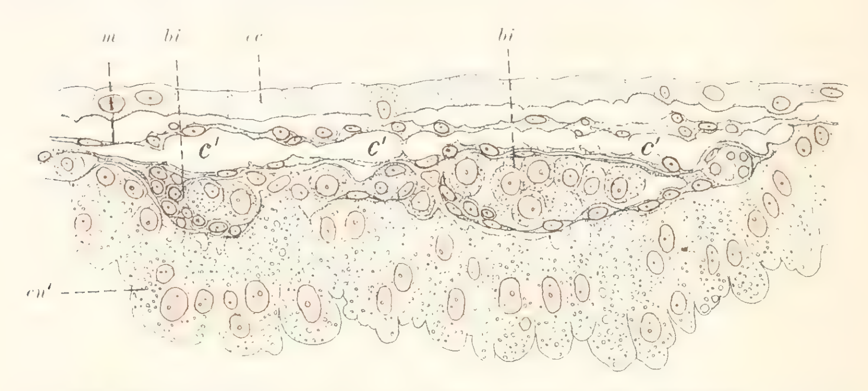


Fig. 862. Querschnitt durch den vorderen Umfang des Bluthofes der Fig. 860 bei stärkerer Vergrößerung. *ec* Ektoblast. *m* Mesoblast des Gefäßhofes. *c'* Leibeshöhlenräume in ihm. *bi* Gefäße mit Blutzellen und dotterhaltigen Zellen. *en'* dotterhaltiger, hoher Entoblast des Bluthofes.

Bevor wir die Blutzone verlassen, müssen wir noch ein auffälliges Verhalten des Entoblast innerhalb dieser Region des Blastoderms während der geschilderten Entwickelungsperiode betrachten. Dasselbe besteht darin, daß das genannte Keimblatt in der Area vasculosa, und zwar speciell innerhalb der Blutzone, sich unter Dotteraufnahme und Volumsvergrößerung seiner Zellen allmählich verdickt und damit in einen Gegensatz zu dem flacheren Entoblast der übrigen Area pellucida sowie dem des Schildes tritt. Dieser Zustand des unteren Blattes kommt im vorderen Abschnitt des Mesoblasthofes zuerst und am stärksten zum Ausdruck. Zur Zeit, wenn hier die vorderen (entodermalen) Blutinselanlagen erscheinen, im Stadium der Fig. 849, ruht bereits die ganze vordere Hälfte der Gefäßzone auf einem Streifen vom erhöhten Entoblast (*en'* in Fig. 852), der sich zum Teil schon aus Cylinderzellen, zum Teil besonders ganz vorne, im Bereich der Mesoblasthörner, aus großen runden, vielleicht noch von der Furchungszeit stammenden Elementen aufbaut (Fig. 853 u. 854). Er überragt hier die Mesoblasthofhörner nach vorne, dem Gefäßhof den Weg für seine weitere Ausbreitung vorzeichnend. In späterer Zeit, nachdem dieser Entoblaststreifen sich mit der Gefäßzone vor dem Kopf zum Ring geschlossen hat, nimmt er vorne noch beträchtlich an Dicke zu (Fig. 862), indem die dottererfüllten Zellen hochcylindrisch werden und stellenweise sich zu einem mehrzeiligen Epithel ineinander keilen.

In der hinteren Hälfte der Gefäßzone macht sich, wie erwähnt,

die Volumszunahme der Entoblastzellen später und in geringerem Grade geltend. Hier kommen die bereits vorhandenen, sich vergrößernden Blutinseln mit dem gleichfalls sich verdickenden Entoblast, dem sie ursprünglich nur lose und leicht abtrennbar anlagen, in innige Berührung (Fig. 858 und 859), wobei der letztere, wie immer in diesem Falle, gegen die Tiefe zu ausgebuchtet wird. Infolge des von oben wirkenden Druckes erscheinen die unter der Mitte der Inseln gelegenen Entoblastzellen trotz ihres jetzt größeren Umfanges vielfach abgeflacht oder mondsichelartig gekrümmt, während sie am Rande desselben sich infolge des Seitendruckes zu cylindrischen Formen erheben (Fig. 859). Es ist dies die gleiche Erscheinung, wie sie oben für die heranwachsenden Inseln der Selachier beschrieben wurde. Wie dort, so kann auch hier besonders durch schräge Anschnitte eine entodermale Entstehung der Blutinseln vorgetäuscht werden, während doch in Wirklichkeit, wie die vorausgegangenen Stadien lehren, nur eine sekundäre Verbindung der beiden Schichten (wie bei Selachiern und Urodelen) vorliegt und, wenn überhaupt, dann nur eine nachträgliche Abgabe vereinzelter Entoblastzellen in Frage kommen könnte.

Später, wenn die Inseln hohl geworden sind, hat auch in der hinteren Hälfte der Gefäßzone die Entoblastverdickung noch erheblich zugenommen, wie Fig. 861, ein Querschnitt durch die Mitte der A. vasculosa unseres ältesten Stadiums, zeigt. Die cylindrischen Entoblastzellen setzen sich hier peripher (links) scharf gegen die zwar ebenfalls ziemlich großen und dotterhaltigen, aber flachen Elemente des zweiblättrigen Abschnittes der A. pellucida ab, während sie nach innen (rechts) gegen die niedrigeren und dotterarmen Entoblastzellen der Zone der leeren Gefäße ganz allmählich abfallen. Weiter kaudal, besonders hinter dem Schild, wird das untere Blatt auch in der Zone der leeren Gefäße höher, wenn es auch nicht die Stärke erreicht wie in der Blutzone.

In welcher Weise dieses Nährmaterial den Entoblastzellen zugeführt wird, ob durch Vermittelung der Keimhöhlenflüssigkeit, also gelöst, oder direkt durch dotterhaltige Rundzellen, die vom Nahrungsdotter durch die Keimhöhle an die Unterfläche des Entoblast gelangen, muß vorerst offen bleiben.

Verdickungen des Entoblast, bedingt durch große dotterhaltige Zellen, haben für Lacerta Corning, H. Virchow und jüngst Peter beschrieben. Hier wären auch die in verschiedenen Reptilienordnungen vorkommenden Zellenketten und -stränge zu nenen, die sich vom unteren Keimblatt aus gegen die Tiefe zu erstrecken und als „Entodermstränge" bezeichnet werden. Letztere wurden zuerst bei Schlangen von Kupffer, Corning und kürzlich von Gebhardt, bei Lacerta von Janošik (1898), ferner bei Hatteria von Schauinsland und beim Krokodil von Völtzkow beobachtet. Alle diese Bildungen finden sich aber zur Zeit der Gastrulation, also in jüngeren Stadien als die von mir geschilderte Entodermverdickung des Gecko. Sie sind wahrscheinlich bedingt durch verspätete, vom Dotter sich ablösende Furchungszellen, die durch die Keimhöhle zu dem in Bildung begriffenen Entoblast gelangen, also einen Nachfurchungsprozeß. Mit der Fertigstellung des Schildentoblast verschiebt sich diese Verdickung gegen die Peripherie, wo sie besonders vorne („vorderer Lecithoblast" von Virchow) sich noch einige Zeit erhält. Ueber ihr schließliches Schicksal sind die Ansichten geteilt. Kupffer hatte geglaubt, daß die Entodermstränge der Schlangen, weil sie häufig als Hohlgebilde, Röhren und Blasen auftreten, Blutgefäße bilden, eine Ansicht, der zuerst Virchow widersprochen hat. Den letzteren Standpunkt nahmen auch Schauinsland, Gebhardt und Peter ein, welche die Stränge alsbald wieder verschwinden lassen. Corning hingegen hatte die Erscheinung schon vorher als eine Entodermwucherung aufgefaßt, die sich gegen den Keimwall vorschiebt und daselbst in Verbindung mit den Blutanlagen tritt. Ob aus der Entoblastwucherung Blutgefäße hervorgehen, wie Kupffer gewollt hat, läßt Corning unentschieden, neigt aber offenbar zu dieser Auffassung.

Inwieweit die unterhalb der Blutanlagen des Gecko zur Ausbildung kommende Entoblastverdickung mit den „Entodermsträngen“ der Autoren zusammenhängt, kann ich aus den Litteraturangaben nicht feststellen. Es scheint mir aber möglich, daß der Vorgang, da er am Vorderende des Schildes mit Zellen frühembryonalen Charakters einsetzt, von der bei der Entoblastbildung thätigen Nachfurchung wenigstens seinen Ausgang nimmt. Die Einverleibung von Dotter in den Entoblast der Blutzone wäre dann als eine Fortsetzung jenes Nachfurchungsprozesses aufzufassen.

Es ist bemerkenswert, daß die geschilderte Entoblastverdickung, die sich mit einigen Modifikationen auch bei den übrigen untersuchten Sauriern (s. unten) fand und die wahrscheinlich auch den Schlangen zukommt (s. unten), mit der Blutentwickelung örtlich und zeitlich zusammenfällt. Schien es doch bisher, als ob die Saurier und Ophidier den Vögeln und, soweit sich aus der Litteratur entnehmen läßt, auch den übrigen Reptilien gegenüber eine Sonderstellung einnähmen, insofern ihr Blut nicht auf dem dotterhaltigen Keimwall, sondern auf dem flachzelligen, dotterarmen Entoblast der A. pellucida entsteht. Diesen Unterschied gegenüber dem Vogelei hatte Strahl bei Lacerta besonders betont mit Rücksicht auf jene Forscher, welche beim Hühnchen das Blut vom Keimwall ableiten, und auch Kölliker (1879) hatte ihn als Argument verwertet für seine Ansicht von der mesodermalen Entstehung der Blutinseln. Und doch müßte vom vergleichend-embryologischen Gesichtspunkt aus ein solches Verhalten der Saurier befremden: denn nicht nur beim Vogel allein, sondern bei allen Anamniern steht die Blutentwickelung in mehr oder minder inniger Beziehung zum Dotter. Nicht einmal die Teleostier machen hiervon eine Ausnahme, da ihre intraembryonal entstandenen Blutzellen auf den Dotter gelangen müssen, um dort auszureifen. Und nun zeigt sich, daß auch die Saurier sich der allgemeinen Regel unterordnen: Ein an sich nebensächlicher Umstand, die weite Entfernung des Keimwalls vom Embryo bringt es mit sich, daß bei diesen Reptilien die Blutanlagen, deren Entstehung an eine gewisse Nähe der Embryonalanlage, speziell der ventralen Urmundlippe gebunden ist, nicht auf dem Keimwall selbst auftreten, sondern innerhalb der A. pellucida. Und nachdem dies geschehen, wird der sonst dünne, dotterlose Entoblast dieser Zone dotterhaltig und höher, d. h. er nimmt eine keimwallähnliche Beschaffenheit an.

Dies Verhalten der Saurier (und Ophidier) scheint mir mehr noch als das der übrigen Wirbeltiere darauf hinzuweisen, daß **der Dotter für die Blutbildung notwendig ist.** Die Thatsache, daß das Blut von den Petromyzonten bis zu den Vögeln hinauf überall auf dem Dotter entsteht, könnte schließlich auch irgend eine andere Ursache haben, wenn dies auch nicht gerade wahrscheinlich ist. Aber wenn in einem Ei, dessen erste Blutanlagen ausnahmsweise auf einen dotterarmen Entoblast angewiesen sind, diese Unterlage zur Zeit der Blutbildung sich verändert und Dottergehalt annimmt, so muß der letztere wohl für die Herstellung des Blutes unerläßlich sein.

Worin besteht aber die Bedeutung des Dotters für die Blutbildung der Wirbeltiere? Auch hier giebt das Ei des Platydactylus einen Fingerzeig. Da die Verdickung des unteren Blattes erst nach dem Erscheinen der Blutanlagen auftritt bezw. (vorn) zu voller Ausbildung gelangt, so kann dieselbe nicht die Aufgabe haben, den Entoblast zur Abgabe von Zellenmaterial an die Blutinseln vorzubereiten. Das Wesen des Vorganges kann also nicht in einer Zellen-,

sondern nur in einer Stoffabgabe des Dotters an die Blutanlagen beruhen.

Diese Vermutung habe ich schon vor einigen Jahren (1903) auf Grund der Befunde bei den übrigen Wirbeltieren ausgesprochen und habe dabei speziell an die Einverleibung des im Dotter vorhandenen Eisens in die Blutzellen gedacht. Für die letztere Annahme schien mir damals namentlich eine Mitteilung von SMIECHOWSKI (1892) zu sprechen, in welcher angegeben wird, daß das eisenhaltige Material des weißen Dotters beim Huhn in den Megasphären enthalten ist und von diesen auf irgend einem Wege, vielleicht durch Vermittelung der Entoblastzellen, den Blutkörpern zugebracht wird. Es erscheinen mir allerdings jetzt auf Grund einiger Versuche, welche in dieser Richtung kürzlich im Münchener anatomischen Institut auf meine Veranlassung beim Hühnchen angestellt worden sind, die Schlußfolgerungen SMIECHOWSKI's noch nicht gesichert, sondern vielmehr einer sorgfältigen Nachprüfung bedürftig[1], aber doch hat mich die inzwischen durchgeführte Bearbeitung der Blutentwickelung bei Sauriern im Zusammenhang mit der bekannten Thatsache, daß das Eisen im Dotter in reichlicher Menge vorhanden und für den Embryo aufgespeichert ist, in meiner früheren Annahme sehr bestärkt. Nur möchte ich meine Hypothese vorerst etwas allgemeiner dahin formulieren, daß ich sage:

Die erste Blutbildung der Wirbeltiere ist deshalb an den Dotter (dotterhaltigen Entoblast) gebunden, weil dieser dem **Blut** bestimmte, für dasselbe **notwendige Stoffe**, wahrscheinlich den **roten Blutzellen** das **Eisen**, zuführt.

Diese Auffassung wirft zugleich Licht auf das Verhältnis der bluthaltigen zu den blutleeren Gefäßanlagen. Wir haben gesehen (p. 1103, vergl. auch p. 1233), daß diese beiden Formen histiogenetisch so völlig miteinander übereinstimmen können, daß kleine Blutanlagen von den Vorstufen leerer Gefäße überhaupt nicht zu unterscheiden sind. Sie gehen ineinander über, weshalb man die Blutbildung histiogenetisch als eine unter Zunahme der Zellenproliferation gesteigerte Gefäßbildung auffassen darf. Nur in einer Beziehung besteht ein wesentlicher Unterschied: die erste Blutbildung ist im Gegensatz zu der Bildung leerer Endothelröhren an den Dotter, den cellulären sowie den nichtcellulären, geknüpft. Der Grund dafür ist eben darin zu suchen, daß die Blutzellen Stoffe aus dem Dotter beziehen, die im Deutoplasma aufgespeichert sind. Wir müssen hiernach die frühembryonale Blutbildung definieren, als: eine unter Aufnahme bestimmter Stoffe (Eisen) aus dem Dotter und unter vermehrter Zellenproliferation stattfindende Steigerung der Gefäßbildung.

Damit wird auch das früher (p. 1118) hervorgehobene Zusammentreffen des Fehlens von Dotter und erythrocytenhaltigem Blut bei Amphioxus verständlich und ebenso die Abstammung

1) Es wäre zunächst sicher zu stellen, ob die durch Ferrocyankalium und Salzsäure erzielte Blaufärbung auch wirklich durch die Anwesenheit von Eisen im Objekt bedingt ist, besonders da Verf. sich über die unzweideutige Schwefelammoniumreaktion nicht weiter ausspricht. Ferner wäre es vor allem wünschenswert zu wissen, wie dem Autor der mikrochemische „Nachweis" von Hämoglobin in den jungen Blutzellen möglich war? Aus der Darstellung ist zu vermuten, daß er nur die färberischen „Hämoglobinreagentien" (Eosin) angewandt hat, die nicht beweisend sind.

des Zellenmaterials der bluthaltigen Gefäßanlagen bei Cranioten, welches bei Petromyzon anscheinend direkt aus dem ventralen Entoblast, bei den Gnathostomen aus einem mit diesem Entoblast mehr oder minder innig verbundenen Mesoblastabschnitt (ventralem Mesoblast) hervorgeht.

Phylogenetisch trat die erste Blutzellenbildung bei den Cranioten, so dürfen wir uns vorstellen, in Gefäßräumen der ventralen Darmwand auf, durch ein Freiwerden von wandständigen Zellen, welche die für ihre neue respiratorische Funktion nötige Eisenverbindung möglicherweise direkt aus dem angrenzenden Darm aufgenommen hatten. Diese Zellenabgabe steigerte sich und verschob sich in die embryonale Zeit zurück gleichzeitig mit der Speicherung von (eisenhaltigem) Deutoplasma in dem der ventralen Darmwand entsprechenden Abschnitt des Eies. So entstand die Blutbildung auf der Ventralseite des dotterreich holoblastischen Eies. Beim Uebergang zur meroblastischen Eiform mußte dann die Stätte der Blutbildung von der Bauchseite des Embryo auf die entsprechende Stelle des meroblastischen Eies, nämlich auf den Nahrungsdotter hinaus verlagert werden. Wenn man von der hier dargelegten Auffassung ausgeht, wird man nichts Befremdliches mehr darin finden, daß das Blut der Meroblastier „außerhalb des Embryo" entsteht, sondern wird dies im Gegenteil als selbstverständlich betrachten. —

Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zu der Beschreibung des Schlußstadiums von Gecko zurück, so finden wir in dem von der Blutzone umschlossenen Hof der leeren Gefäße (Fig. 860) ein engmaschiges Netz von Endothelröhren, die, abgesehen von vereinzelten eingeschwemmten Blutzellen, leer sind. Nur ausnahmsweise trifft man beim Gecko hier stark bluthaltige Gefäßstücke, offenbar Produkte kleiner aberranter Blutinseln.

Entstehung des Randgefäßes. Während bei Selachiern die Blutzone innen wie außen von einem gleichbreiten Hof leerer Gefäße umgeben wird, erscheint bei den Sauropsiden der äußere Streifen der leeren Gefäße auf eine schmale Zone reduziert, die im Wesentlichen nur zur Bildung des Randsinus bestimmt ist. Wie zwischen den Blutinseln, so treten nämlich auch nach außen von ihnen im Randteil der A. vasculosa solide zellenarme Gefäßanlagen auf, die sich alsbald in kleine Endothelröhren umwandeln (Fig. 861 *lg'*). Sie stehen in Verbindung mit den großen bluthaltigen Gefäßen, denen sie als Ausläufer seitlich ansitzen. Indem diese oft schlingenartig umbiegenden Gefäßröhrchen miteinander konfluieren, entsteht das Randgefäß, dessen vielfache Verbindung mit dem übrigen Gefäßnetz sonach eine primäre ist.

Beim Gecko der Fig. 860 sind die geschilderten Anlagen noch sehr eng und zum Teil solid, nur am hinteren Abschnitt des Seitenrandes ist schon streckenweise ein durchlaufendes Randgefäß kenntlich (besonders rechts hinter der Mitte). Besser als beim Gecko ließ sich die Randsinusbildung am Gefäßhof von Lacerta darstellen, dadurch daß ich dessen peripheren, schon an den Keimwall heranreichenden Abschnitt durch Abpinseln vom Dotter befreite. Das so behandelte Blastoderm der Fig. 863 von Lacerta muralis zeigt die peripheren, schon hohlen Fortsätze der Blutinseln noch nicht zu einem Ringgefäß vereinigt. An dem etwas älteren Gefäßhofe der Fig. 864 von Lacerta agilis ist bereits der durchlaufende Zug eines solchen Gefäßes kennt-

lich, doch tritt seine Zusammensetzung aus einzelnen Gefäßschlingen, besonders links und rechts vorn, noch sehr hervor. Erst in der erheblich älteren Area vasculosa der Fig. 865 von Anguis imponiert der Sinus als eine einheitliche selbständige Bildung, die durch ihr weites Kaliber sich vom übrigen Gefäßnetz unterscheidet, aber immer noch durch ihren welligen Verlauf ihre eigentümliche Entstehungsweise erkennen läßt.

Der Randsinus der Saurier bildet sich also als ein blutleeres Gefäß wie bei Torpedo, geht aber nicht wie dort aus wandungslosen, nachträglich mit Endothel sich auskleidenden Räumen hervor, sondern



Fig. 863. Keimscheibe von Lacerta muralis mit 12 Paar Urwirbeln von oben. Der Gefäßhof noch ganz in der A. pellucida. In ihm der Bluthof mit den in Höhlung begriffenen Blutinseln und leeren Verbindungsgefäßen auf dunkler, durch den Dottergehalt des Entoblast bedingter Unterlage. Innen vom Bluthof der Hof der leeren Gefäße, diese besonders an der Stelle der Dottervenenanlage schon bis zum Embryo hin verfolgbar. Außen vom Bluthof ebenfalls ein (schmaler) Streif leerer Gefäße = Anlage des Randsinus. Auf diesen hellen Streif folgt peripher der dunkle Keimwall. Das Gefäßnetz ist hier und in Fig. 864 zu scharf zum Ausdruck gekommen.

entsteht ganz ebenso wie die übrigen blutleeren Endothelröhren. Damit hängt es offenbar zusammen, daß seine erste Anlage auch viel später auftritt als dort, nämlich erst dann, wenn in der übrigen Gefäßzone bereits leere Röhren gebildet sind und die Blutinseln hohl werden.

Die Endothelröhren der Gefäßzone reichen in unserem Schlußstadium von Gecko (Fig. 860) bis in den Embryo hinein, dessen

Herz und erste Gefäßzüge nun angelegt und zum Teil schon hohl sind. Die Bahnen des ersten Kreislaufs sind aber noch nicht fertig gestellt, und es ruht auch noch die ganze Masse der Blutzellen in den Blutinseln, mit Ausnahme einiger weniger in die leeren Dottergefäße bis zum Rand des Embryo hin abgeschwemmter Blutzellen. Das Flächenbild des erheblich älteren Embryo von Anguis (Fig. 865) zeigt dagegen den Kreislauf in vollem Gange und das Blut über das



Fig. 864. Keimscheibe von Lacerta agilis mit 18 Paar Urwirbeln von unten. Randsinusanlage weiter vorgeschritten als in Fig. 863, hat bereits den innersten Abschnitt des (dunklen) Keimwalls erreicht. Die periphere, den Bluthof enthaltende, Hälfte der A. pellucida verdunkelt durch den dotterhaltigen Entoblast. Der Hof der leeren Gefäße jetzt vollständig vaskularisiert. Die linke Dottervene zieht von der Darmpforte nach vorn an der Grenze der Gefäßzone gegen die gefäßfreie Zone des Kopfes.

gesamte Gefäßnetz verteilt, dessen ehedem bluthaltig angelegte Teile sich nicht mehr von den blutleer entstandenen unterscheiden lassen.

b) Anguis fragilis.

Die erste Gefäßentwickelung von Anguis, die bisher noch nicht bearbeitet worden ist, vollzieht sich im wesentlichen ebenso wie bei Platydactylus. Da der jüngste meiner Embryonen bereits 3 Urwirbel besitzt, kann ich über das erste Auftreten der Blutinseln keine Angaben machen. Aber es läßt sich aus diesem Stadium noch ersehen,

daß die Inseln der hinteren Hälfte des Gefäßhofes — und das ist die ganz überwiegende Mehrheit aller Blutanlagen — anfänglich im Mesoblast liegen. Auch bei Anguis ist im Bereich der Blutzone ein erhöhter und dotterhaltiger Entoblast vorhanden, mit dem die Blutanlagen in innigen Kontakt treten.



Fig. 865. Stadium des Gefäßhofes von Anguis fragilis, älter als Fig. 864, von unten. Das Blut längst abgeschwemmt aus dem Bluthof. Die linke Dottervene, von der Darmpforte im Bogen nach vorn ziehend, die rechte durch den Kopf verdeckt, kommt am Nackenkontur zum Vorschein und verbindet sich mit der rechten im Bogen. Zahlreiche querverlaufende Dotterarterien. Randsinus fertig, aber noch gebuchtet.

Die Ausbreitung des verdickten Entoblast unterliegt individuellen Schwankungen. Ich finde ihn gerade bei jüngeren Embryonen deutlicher entwickelt, bei einzelnen erheblich stärker als bei gleichalterigen Keimscheiben von Gecko. Hingegen vermisse ich bei Anguis die starke Ausbildung dieser Schicht am vorderen Ende des Gefäßhofes in späteren Stadien, wie sie beim Gecko in Fig. 861 dargestellt ist.

Besonders auffallend ist bei der Blindschleiche die späte Entwickelung des vorderen Gefäßhofabschnittes. Noch im Stadium von 19 Urwirbeln enden die beiden Hälften der Area vasculosa zur Seite des Vorderkopfes unvereinigt und frei und bei den meisten Embryonen zwischen 3 und 9 Urwirbeln reichen sie nach vorne kaum über das Bereich des 1. Urwirbels hinaus. Ihre Ausbreitung schreitet in der Weise fort, daß die Entoblastverdickung vorangeht, sodann ein

dünner, alsbald durch die Leibeshöhle gespaltener, Mesoblast folgt und hinter diesem die Gefäßanlagen nachrücken. Letztere sind daselbst sehr zellenarm und entwickeln fast durchweg leere Gefäße, so daß sie den Namen „Blutinseln“, den man den vordersten Gefäßanlagen beim Gecko noch zusprechen kann, nicht mehr verdienen.

Im Gegensatz hierzu tritt in der hinteren Hälfte des Gefäßhofes von Anguis eine ungemein üppige Entfaltung der Blutinseln

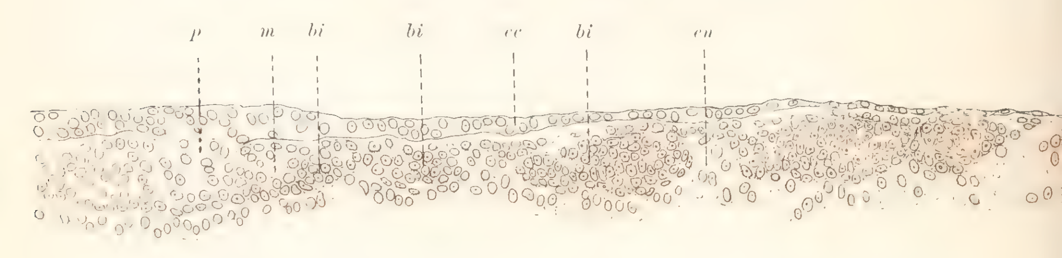


Fig. 866. Querschnitt durch das hintere Ende des Primitivstreifens von Anguis fragilis. *p* Primitivstreif. *m* Mesoblast. *bi* Blutinseln. *en* hoher Entoblast. *ec* Ektoblast.

auf, gleichsam als ob das Zellenmaterial hinten sich anstaue. Besonders an dem sich verflachenden Kaudalende der Primitivplatte (Fig. 866) ist der dicke Mesoblast fast in ganzer Breite bis nahe an die Primitivplatte heran von voluminösen Blutinseln durchsetzt. Das Blutmaterial bleibt also hier in der Nähe seiner Ursprungsstätte, dem Urmunde, liegen, statt wie beim Gecko und Lacerta, von dieser schon frühzeitig gegen die Peripherie hinaus abzurücken.

c) Lacerta.

Die ersten Untersuchungen über die Entwickelung der A. vasculosa der Reptilien sind bei Lacerta, besonders L. agilis, angestellt worden. Diese Beobachtungen, die wir Strahl (1881—1887) verdanken, zeichnen sich durch Sorgfalt und Objektivität aus und können als grundlegend für die Kenntnis der ersten Gefäßbildung bei Reptilien bezeichnet werden. Außerdem liegen über den Gegenstand eine kurze Bemerkung von Wenckebach und mehrere Arbeiten von C. K. Hoffmann vor, Publikationen, die sich im wesentlichen auf die Frage der Abstammung des ersten Gefäßmaterials beschränken. Da Hoffmann's Angaben zu denen Strahl's in direktem Widerspruch stehen, habe ich eigene Untersuchungen bei L. agilis und muralis angestellt und werde diese der folgenden Schilderung zu Grunde legen.

Wie sich von vornherein erwarten ließ, zeigt die Gefäßbildung bei Lacerta vielfach Uebereinstimmung mit derjenigen des Gecko, so daß, ebenso wie bei Anguis, eine kurze Besprechung genügt, um so mehr, als bei der Beschreibung von Platydactylus wiederholt auf Lacerta schon Bezug genommen wurde.

Betrachten wir zuerst die gröberen Verhältnisse des Gefäßhofes, wie sie im Flächenbild der Keimscheibe zu Tage treten, so zeigt sich, daß die Blutinseln der Eidechse, was schon Strahl

festgestellt hat, innerhalb der A. pellucida auftreten. Sie erreichen aber mit dem sich ausbreitenden Mesoblast den Keimwall frühzeitiger als beim Gecko.

Bei Platydactylus mit 12 Urwirbeln ist die Blutzone noch vom Keimwall entfernt, während sie bei L. muralis der gleichen Altersstufe schon bis zu ihm heranreicht (Fig. 863). Wie aus STRAHL's Angaben zu ersehen, weisen die einzelnen Eidechsenarten in dieser Hinsicht jedoch Unterschiede untereinander auf.

Der Bluthof von Lacerta unterscheidet sich ferner von demjenigen des Gecko dadurch, daß er den Embryo in einem weiteren Bogen umfaßt (vergl. Fig. 863 mit Fig. 860). Infolgedessen nimmt auch die Zone der leeren Gefäße ein umfangreicheres Feld ein. In dieser treten bei Lacerta konstanter und deutlicher als beim Gecko (p. 1182) einige stärkere, schon als „Blutinseln" zu bezeichnende Gefäßanlagen auf, wie dies bereits STRAHL beobachtet hat. Sie finden sich bei Lacerta und ebenso bei Anguis namentlich seitlich von den vordersten Urwirbeln und vor dieser Stelle.

STRAHL bezeichnet alle soliden Gefäßanlagen der A. vasculosa als „Blutinseln", läßt aber das Blut ganz richtig nur in den peripheren entstehen.

Was nun die Abstammung der Blutinseln anlangt, so habe ich diese nicht in ihren ersten Anfängen, wie beim Gecko, sondern erst von dem Stadium der auftretenden Kopfscheide des Amnios an verfolgt. Zu diesem Zeitpunkt, mit welchem auch STRAHL's Beschreibung der Gefäßbildung einsetzt, sind Blutinseln nicht nur hinten, sondern auch seitlich vom Embryo schon vorhanden. Die kaudalen derselben liegen zum großen Teil innerhalb des noch ungespaltenen Mesoblast oder setzen dieses Blatt gegen die Peripherie zu fort, daher man besonders mit Rücksicht auf die unzweideutigen Verhältnisse bei den jüngeren Geckoembryonen annehmen darf, daß sie innerhalb des Mesoblast auch entstanden seien. Nach vorne zu verändert sich allmählich das Verhalten und zwar wiederum in dem gleichen Sinne wie beim Gecko, insofern die Blutanlagen mehr dem unteren Umfang des Mesoblast anliegen oder sogar unterhalb desselben sich befinden. Für die Möglichkeit eines Hervorsprossens derselben aus dem Entoblast ergeben sich im vordersten Teil der Gefäßzone gleichfalls Anhaltspunkte, doch liegen die Verhältnisse daselbst nicht so klar wie beim Gecko.

Auch ein erhöhter dotterhaltiger Entoblast ist in der Blutzone von Lacerta vorhanden. Es tritt diese Bildung schon bei Flächenbetrachtung der Keimscheibe deutlich zu Tage als ein ringförmiger, die Blutinseln enthaltender Streifen (Fig. 863 u. 864), der infolge seines Dottergehaltes körnig und dunkler erscheint als die übrige Area pellucida. In Fig. 864 reicht dieser dunkle Grundton der Blutzone bis dicht an den Keimwall heran, während er in Fig. 863 noch durch einen hellen ringförmigen Streifen von ihm abgesetzt ist.

Diese in Bezug auf ihre Dicke und Flächenausdehnung ziemlich variable Bildung finde ich bei L. muralis stärker ausgebildet und durch die Blutinseln tiefer ausgebuchtet als bei L. agilis. Bei beiden Eidechsen zeigt sie gegenüber dem Gecko unter anderem den Unterschied, daß sie in jungen Stadien, den Gefäßanlagen vorauseilend, peripher weiter über die Blutzone hinaus in den zweiblätterigen Teil der A. pellucida sich erstreckt, woselbst sie dann allmählich niedriger wird. Es steht dies vermutlich mit dem Umstand in Zusammenhang, daß hier der Bluthof früher als beim Gecko den Keimwall erreicht. Ferner vermißt man bei Lacerta (wie bei Anguis) die außerordentliche Höhenentwickelung der Entoblastzellen im vorderen Abschnitt der Gefäßzone.

Nach STRAHL entstehen die Blutinseln der Eidechse ausschließlich vom Meso-

blast, was Wenckebach kurz bestätigt. Hoffmann hingegen nimmt eine rein entodermale Gefäßbildung bei Eidechsen und Schlangen an. Er stützt sich dabei hauptsächlich auf die zweifellos richtige Beobachtung, daß Blutanlagen außerhalb des Mesoblast im zweiblätterigen Teil der A. pellucida vorkommen, zieht aber daraus den nicht haltbaren Schluß, daß sie infolgedessen nicht aus dem mittleren Blatt stammen können (vergl. p. 1167 u. 1169, wo diese Anlagen als Ausläufer des Mesoblast aufgefaßt werden). Ob er ein entodermales Auftreten der vordersten Gefäßanlagen, das ich bei Lacerta für möglich halte, beobachtet hat, muß nach seiner Abbildung (l. c. Taf. 146, Fig. 7) bezweifelt werden. Corning ist über unsere Frage zu keiner Entscheidung gekommen, hält aber die entodermale Gefäßbildung für wahrscheinlich.

d) Chamaeleo.

In seiner Beschreibung der frühen Embryonalentwickelung des Chamäleons macht Schauinsland (1903) auch einige Angaben über die Entstehung der Blutgefäße, bei denen es sich im wesentlichen um merkwürdige zeitliche Verschiebungen in dem Auftreten und der Ausbildung dieser Anlagen handelt. Es muß bezüglich derselben auf das Original verwiesen werden.

2. Ophidier.

Ueber die Gefäßentwickelung bei Schlangen liegt, außer den älteren, kurz gehaltenen Angaben von Kupffer (1882), C. K. Hoffmann (1886) und Corning, über die schon oben berichtet worden ist (p. 1178 und 1186), eine etwas ausführlichere und wichtigere Mitteilung aus neuester Zeit von Ballowitz (1903) vor. Dieser Autor bezeichnet die Jugendformen der Blutinseln, deren Entstehung er bei der Kreuzotter verfolgt hat, als Hämangioblasten und faßt sie als durch Verschmelzung von Zellen entstandene Syncytien auf (vergl. p. 1093). Er läßt diese Gebilde zwar in Uebereinstimmung mit der Mehrzahl der anderen Reptilienforscher im peripheren, aus den „Gastrulaentoderm“ hervorgehenden Mesoblast auftreten, glaubt aber, daß sie nicht aus letzterem Blatt stammen, sondern aus entodermalen Rundzellen, welche in etwas früherer Zeit in großer Zahl in den Mesoblast gelangen und diesen sehr wesentlich verstärken. Es wurde schon oben wiederholt darauf hingewiesen, daß dies gut zu der hier vertretenen Auffassung der Blutbildung der Wirbeltiere stimmen würde.

Ballowitz trägt seine Ansicht nicht als eine völlig gesicherte, sondern nur als eine „sehr wahrscheinliche“ vor, weil die entodermalen Rundzellen bald nach ihrem Eintritt in den Mesoblast sich von den übrigen Elementen dieses Blattes nicht mehr unterscheiden und sich daher nicht direkt in die „Hämangioblasten“ überführen lassen. Doch giebt er zwei Umstände als indirekte Beweise für seine Auffassung an. Es ist dies erstens die Thatsache, daß die „Hämangioblasten“ dem Entoblast unmittelbar anliegen, und zweitens die Beobachtung, daß solche ausnahmsweise aus rein entodermaler Quelle zur Entwickelung kommen können, nämlich in isoliert bleibenden Entodermsprossen, die zu dem mittleren Blatt keine Beziehungen eingegangen haben.

Aus den Darstellungen von Hoffmann und Ballowitz geht hervor, daß die Blutinseln der Schlangen innerhalb der A. pellucida auftreten. Daß in ihrem Bereich ein dotterhaltiger erhöhter Entoblast vorhanden ist, glaube ich der Beschreibung von Corning und Ballowitz mit Bestimmtheit entnehmen zu dürfen.

3. Chelonier.

Die Gefäßentwickelung einer Schildkröte, der Emys lutaria, hat Mehnert (1896) zum Gegenstand einer eigenen Untersuchung gemacht. Die Arbeit verdient als die einzige ihrer Art, und weil sie die Ent-

stehung der Area vasculosa der Amnioten von einem neuen Gesichtspunkt aus auffaßt, eine genauere Besprechung.

MEHNERT gehört zu denjenigen Forschern, welche sämtliche Gefäße der Area vasculosa aus dem vom Primitivstreifen (Primitivknoten) stammenden peripheren Mesoblast unter Ausschluß irgend welcher Mitbeteiligung der darunter gelegenen entoblastischen Elemente des Keimwalls entstehen lassen. Er muß also unter die Vertreter einer rein mesoblastischen Gefäßbildung gezählt werden, wenngleich er aus theoretischen Gründen den in Frage kommenden Mesoblast nicht als solchen, sondern als Entoblast bezeichnet. Das Eigenartige seiner Auffassung besteht nun darin, daß er eine bestimmte, äußerlich umschriebene Bildung des peripheren Mesoblast, nämlich die hinter dem Prostoma gelegene KUPFFER'sche Sichel (Mesodermsichel) als ausschließliche Quelle der Gefäße annimmt. Er führt die Sichel direkt in den späteren, ebenfalls sichelförmigen Gefäßhof über, indem er sie zu einem starken, auf den Keimwall sich erstreckenden und daselbst nach vorne auswachsenden Wulst, dem „Sichelwulst", anschwellen und diesen sodann, nachdem seine Vorderenden mit dem Herzschlauch sich verbunden haben (?), in die gesamten Gefäßanlagen der A. vasculosa[1]) sich umbilden läßt.

So macht MEHNERT den an sich sehr beachtenswerten Versuch, zunächst für die Schildkröten, dann aber für die gesamten Amnioten einen streng lokalisierten Gefäßkeim aufzustellen. Indessen müssen dagegen, daß er die Mesodermsichel als solchen betrachtet, Einwände erhoben werden. Schon die Thatsache, daß diese Bildung bei den Amnioten und selbst bei den Reptilien sehr inkonstant auftritt (siehe unten Kleindruck), während der Gefäßhof doch stets die von MEHNERT betonte Sichelgestalt eine Zeit lang aufweist, zeigt, daß zwischen beiden Bildungen eine nur äußerliche Formübereinstimmung besteht. Ferner ist aus den Befunden einiger anderer Bearbeiter der Chelonierentwickelung (MITSUKURI, WILL) zu entnehmen, daß bei diesen Reptilien die erste Anlage des Mesoblast- oder Gefäßhofes im wesentlichen in der gleichen Weise sich vollzieht, wie beim Gecko und den übrigen Sauriern, nämlich dadurch, daß der periphere Mesoblast zunächst vom hinteren Umfang der Primitivplatte aus fächerartig nach rückwärts ausstrahlt. Kommt es im vorderen, an die Primitivplatte anstoßenden Abschnitt dieses kaudalen Mesoblastfeldes durch Verdichtung des Zellenmaterials zu einer Sichelbildung, was übrigens nicht einmal bei Cheloniern regelmäßig der Fall zu sein scheint, dann wird dieselbe als Bestandteil des peripheren Mesoblast sich selbstverständlich auch an der Herstellung der Blutinseln beteiligen, sie wird aber nicht das gesamte Blut oder gar alle Gefäße der A. vasculosa, sondern nur einen Teil dieser Anlagen liefern können. Die Mesoblastsichel darf daher nicht als der Gefäßkeim kat' exochen im Sinne MEHNERT's aufgefaßt werden.

Auch in Bezug auf MEHNERT's „Sichelwulst", welcher die Zwischenstufe zwischen seiner Gefäßhofsichel und der KUPFFER'schen Sichel herstellen soll, kann ich meine Bedenken nicht unterdrücken. Sollte dieser l. c. Taf. I, Fig. 4, von der Fläche dargestellte mächtige Wulst wirklich eine herangewachsene KUPFFER'sche Sichel oder überhaupt nur der Ausdruck einer Mesoblastwucherung sein? Das, was auf den entsprechenden Schnitten (l. c. Fig. 14—16) als „Sichel" bezeichnet

1) MEHNERT als Anhänger der Einwachsungstheorie der Gefäße in den Embryo leitet auch die embryonalen Gefäße von der Sichel ab.

wird, scheinen mir, soweit sich dies aus den gerade an dieser Stelle etwas schematisierten Figuren entnehmen läßt, vielmehr Blutinseln zu sein, die sich noch dazu in einem nicht mehr ganz jugendlichen Zustand — ganz entsprechend dem Alter des Embryo — befinden. Aber ich bin nicht einmal sicher, ob diese angeblichen Sicheldurchschnitte wirklich dem fraglichen „Sichelwulst“ des Flächenbildes entsprechen.

Eine Mesodermsichel kommt bei Lacerta und Gecko nur ausnahmsweise vor. Für Chamaeleo bildet Schauinsland (1903), für Crocodilus Völtzkow (1901) eine solche für je eine Keimscheibe ab. Bei der Hatteria stellt sie ebenfalls keinen konstanten Befund dar (siehe unten). Auch bei der Kreuzotter ist sie, wie ich der Beschreibung und den Figuren von Ballowitz (1903) entnehme, für gewöhnlich wohl nicht vorhanden, ebenso vermisse ich sie an den zahlreichen Flächenbildern, die Ballowitz (1901) von der Ringelnatter giebt. Selbst bei den Cheloniern scheint sie nicht regelmäßig aufzutreten. Jedenfalls giebt Völtzkow für die Süßwasserschildkröte Podocnemis an, daß sie nach ihrem Auftreten wieder verschwinde und nicht in die „Gefäßhofsichel“ Mehnert's übergehe.

Die Mesodermsichel der Vögel wurde zuerst von Kupffer für das Huhn und namentlich den Sperling beschrieben. Auch Schauinsland hat bei Vögeln (Haliplana, Diomedea) eine Mesodermsichel gefunden.

Von der Mesodermsichel ist bei Reptilien zuerst durch Will (1903) eine frühzeitiger am hinteren Rand des Schildes als erste Anlage der Primitivplatte auftretende Sichel unter der Bezeichnung „Entodermsichel“ oder „Primitivsichel“ unterschieden und mit der von Koller für das Hühnchen beschriebenen Sichel homologisiert worden (vergl. Fig. 479 und 480 Band I dieses Handbuches). Der Will'schen Primitivsichel entspricht die Randsichel von Ballowitz bei der Kreuzotter (1903) und Ringelnatter (1901). Mit der Koller'schen Sichel vergleicht ferner Völtzkow (1901) eine am Rande der Keimscheibe von Podocnemis madagasc. auftretende „äußere Sichel“, während er eine zweite, weiter innen am Rand des Schildes gelegene „innere Sichel“ für die Kupffer'sche Mesodermsichel hält. Indessen ist die Koller'sche Sichel des Hühnchens durch die zuverlässigen Untersuchungen von Balfour und Deighton (1882) und von Gasser (1882) ein so fragwürdiges Gebilde geworden, daß es sich vorerst nicht empfehlen dürfte, neu gefundene Sicheln von Reptilien mit ihr zu vergleichen.

Der Begriff einer Gefäßhofsichel endlich im Sinne Mehnert's, als einer ausgewachsenen und von Gefäßanlagen erfüllten Mesodermsichel, ist nicht aufrecht zu halten. Der Ausdruck, der bereits in einige neuere Arbeiten übergegangen ist, besagt im Grunde nichts weiter, als daß der Gefäßhof in einer bestimmten Phase seiner Entwickelung, nämlich vor der Vereinigung seiner Vorderenden, Sichelform besitzt, und sollte, da er nur zu irrigen Vorstellungen über die Genese der Area vasculosa Veranlassung geben kann, besser vermieden werden. Die embryologische Nomenklatur ist auch ohne ihn mit „Sicheln“ reich genug bedacht.

Es wäre erwünscht, wenn durch eine zusammenfassende und kritische Bearbeitung die etwas verworrene Frage der Sauropsidensicheln geklärt würde. Hierbei sollte auf die äußere Formähnlichkeit kein zu großes Gewicht gelegt werden, denn bei der abgerundeten Form des Schildes und der ihn umgebenden Areae werden alle Materialanhäufungen, welche diesen Bildungen folgen, gebogene Streifen darstellen müssen. Wenn nun solche Ansammlungen oder Wucherungen hinten median ihren Ausgang nehmen, oder aus einem anderen Grunde daselbst ihre maximale Stärke besitzen und von da aus, schmäler werdend, sich seitlich und nach vorne ausziehen, so werden sie im Flächenbild als Sicheln zum Vorschein kommen.

4. Crocodilier.

In seinen „Beiträgen zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien“ widmet Völtzkow (1901) der Gefäßbildung bei Crocodilus madagascar. eine eingehende Darstellung. Er leitet die Blutanlagen aus einem vom Primitivknoten abstammenden Zellenlager ab, das sich peripher über den Keimwall vorschiebt und sich auf diesem zu einem mit An- und Abschwellungen (wohl jungen Blutinseln?) versehenen Strang verdichtet. Völtzkow faßt dasselbe als entodermal auf, indessen nach seiner Herkunft aus dem Primitivknoten und seiner Lage zwischen Ektoderm und dem das Entoderm repräsentierenden Keimwall entspricht es zweifellos dem peripheren Mesoderm

der übrigen Reptilien. Es läßt sich sonach die Ableitung des Blutes beim Krokodil durch Völtzkow ebenso wie diejenige bei den Cheloniern durch Mehnert, was den thatsächlichen Befund anlangt, sehr wohl mit den Verhältnissen bei Sauriern und Schlangen (Ballowitz) in Einklang setzen, und läuft der auf den ersten Blick so tiefgreifende Unterschied in den Litteraturangaben nur auf eine verschiedene Benennung der gleichen Schicht hinaus.

Völtzkow stimmt auch darin mit Mehnert überein, daß er den blutbildenden Zellenstrang im Flächenbild als ein „mehr oder minder deutlich hervortretendes Gebilde von Sichelform" erscheinen läßt. Indessen legt er dieser Sichel nicht die Bedeutung bei wie Mehnert.

Ausführlich behandelt Völtzkow die Entstehung der endothelialen Gefäßwand. Er glaubt, daß der blutbildende Gefäßstrang nur Haufen von Blutzellen liefere, und daß die umhüllende Endothelschicht von dem gegen die Inseln vorwachsenden Mesoderm geliefert werde, dessen Visceralblatt sich jeweils am Rande der Inseln spalten und sie umscheiden soll (!). Er überträgt diesen Modus konsequenterweise auch auf die Bildung der blutleeren Gefäße, indem er annimmt, daß die partielle Spaltung des visceralen Mesoderms vom Keimwall auf die der Blutanlagen entbehrende A. pellucida fortschreite und daselbst ein System kommunizierender Lakunen oder Röhren erzeuge. Später werden dann alle Lakunen, die bluthaltigen wie die blutleeren, vom visceralen Mesoblast abgetrennt und zwar wahrscheinlich dadurch, daß dieses Blatt sich über ihnen wieder ergänzt und sodann sich von ihnen ablöst. Die ehemalige Lakunenwand stellt jetzt die selbständig gewordene Endothelwand der Gefäße dar.

Völtzkow weicht in dieser Frage von allen übrigen Bearbeitern der Reptilienentwickelung ab, welche mehr oder weniger bestimmt die Endothelwand in der von Kölliker für das Hühnchen angegebenen Weise von oberflächlichen Zellen der Blutinseln ableiten.

Auf Grund eigener Beobachtungen beim Gecko, Torpedo und Huhn kann ich Völtzkow in Bezug auf die Wandbildung weder der bluthaltigen noch der blutleeren Gefäße beistimmen.

5. Hatteria.

Eine Lücke in unserer Kenntnis der Ontogenie der Reptilien ist in den letzten Jahren in dankenswerter Weise ausgefüllt worden, dadurch, daß mehrere Forscher, Schauinsland (1899), Dendy (1898), Thomas (A. L. III^{5}) und Thilenius (A. L. III^{5}) uns mit der Entwickelung der phylogenetisch wichtigen Hatteria bekannt gemacht haben. Schauinsland giebt in seiner zusammenfassenden Mitteilung vom Jahre 1899 eine kurze aber klare Schilderung der ersten Gefäßbildung dieses niedrig stehenden Reptils und erläutert sie in den kürzlich erschienenen „Beiträgen zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere" (1903) durch eine größere Anzahl von Illustrationen. Hiernach entstehen die ersten Blut- und Gefäßanlagen der Hatteria wie die der übrigen Reptilien im Bereich des peripheren Abschnittes des mittleren Keimblattes, das von der Primitivplatte aus frei nach hinten, seitlich und nach vorn sich ausbreitet. Noch bevor in ihm Gefäßanlagen auftreten, erreicht es den Keimwall. Es entstehen demnach die letzteren nicht, wie bei Sauriern und Schlangen in der A. pellucida, sondern wie bei Cheloniern, Krokodilen und Vögeln auf dem Keimwall. Hier liegt das mesodermale Zellenmaterial zwischen Ektoderm und dem Keimwall und senkt sich nesterweise (jugendliche Blutinseln) in diesen ein. Schauinsland glaubt „ziemlich bestimmt", daß zur Vergrößerung dieser Blutanlagen auch der entodermale, aus sehr großen, dotterreichen Zellen („Riesenzellen") sich aufbauende Keimwall etwas beitrage.

Auch Schauinsland bringt die Gefäßentstehung in Verbindung mit einer Mesodermsichel, die er aber nicht als eine selbständige Bildung, sondern als verdickten Abschnitt des völlig einheitlichen Mesoderms auffaßt. Auch steht er darin im Gegensatz zu Mehnert, daß er die Sichel nicht als alleinigen Gefäßbildner betrachtet, sondern peripher von ihr neue Gefäß- und Blutanlagen entstehen läßt (1903, p. 138).

Die Angabe, daß „im Körper des Embryo Blut und Gefäße“ in ähnlicher Weise sich bilden wie auf dem Dotter, beruht wohl, soweit sie das Blut anlangt, auf einem Irrtum, denn Hatteria dürfte ebenso wie die übrigen Sauropsiden und die Selachier ihr Blut ausschließlich auf dem Dotter entstehen lassen.

Das Wenige, was aus Dendy's Arbeit über die erste Gefäßbildung der Hatteria zu ersehen ist, läßt sich gut mit der von mir vertretenen Auffassung vereinigen. Dendy leitet die extraembryonalen Gefäße von dem aus der Primitivplatte stammenden peripheren Mesoblast ab. Er stellt ein Flächenbild (l. c. Fig. 3) eines jugendlichen, hinter der Primitivplatte sich ausbreitenden diffusen Mesoblasthofes dar, welcher an denjenigen des gleichaltrigen Gecko unserer Fig. 844 erinnert, etwas größer ist als dieser und noch keine den ersten Gefäßanlagen entsprechende Verdichtungen erkennen läßt. Eine Sichel bildet dieser Hof aber nicht, weder sein Ganzes, noch Teile von ihm.

6. Zusammenfassung der ersten Blut- und Gefäßbildung bei Reptilien.

Da die erste Blut- und Gefäßbildung der Reptilien an einer Anzahl verschiedener Objekte beschrieben worden ist, erscheint eine Zusammenfassung der Befunde am Platz.

Die Dottergefäße der Reptilien treten im peripheren, d. h. außerhalb des Embryonalschildes gelegenen, Mesoblastabschnitt auf, der im ausgebildeten Zustand einen den Schild allseitig umschließenden ringförmigen Hof, den Mesoblast- oder Gefäßhof der Keimscheibe, bildet. Es entsteht dieser periphere Abschnitt des einheitlichen mittleren Keimblattes in der Richtung von hinten nach vorn. Zuerst tritt er in der Umgebung des kaudalen Schildendes auf, von da erstreckt er sich zu beiden Seiten des Schildes in Zusammenhang mit dem Schildmesoblast nach vorn. Zuletzt greift er als vordere Fortsetzung der Mesoblastflügel über den Schild nach vorne hinaus, in Gestalt paariger Hörner, welche die vor dem Schild gelegene mediane mesoblastfreie Zone (Proamniosfeld) seitlich im Bogen umfassen und schließlich vor derselben sich vereinigen, womit der Ring des peripheren Mesoblast zum Schluß gelangt.

Wie bei den Selachiern, so beginnt auch bei den Reptilien die Gefäßbildung mit dem Auftreten der soliden Vorstufen bluthaltiger Gefäße, der Blutinseln. Diese bilden beim Gecko zuerst flache, meist einschichtige Zellenplatten und gewinnen erst später, indem sie sich verdicken, die bekannten bikonvexen, rundlichen Formen.

Sie erscheinen im Randabschnitt des Mesoblasthofes, ein Teil von ihnen, besonders der kaudale, auch außerhalb des zusammenhängenden Mesoblastblattes. Diese periphersten Blutinseln erhalten aber nachträglich ebenfalls eine Mesoblastdecke.

Bei Sauriern und Schlangen hat sich der Randbezirk des peripheren Mesoblast zur Zeit, wenn in ihm die Blutinseln auftreten, noch nicht bis zum Keimwall ausgebreitet. Es kommen daher die Inseln hier innerhalb der A. pellucida zum Vorschein und erreichen erst später — bei den einzelnen Formen verschieden spät —

mit dem sich ausbreitenden Mesoblast jenen verdickten dotterreichen Entoblastbezirk. Bei den übrigen Reptilien gelangt der periphere Mesoblast frühzeitiger auf den Keimwall — deshalb, weil derselbe näher am Schilde liegt — und entstehen daher die Blutinseln nach den Angaben der Autoren auf dem Keimwall selbst, wie bei den Vögeln. Aber auch bei den Sauriern und wahrscheinlich den Schlangen ruhen die Blutanlagen der A. pellucida nicht auf dem für diese Zone sonst charakteristischen dünnen und dotterlosen Entoblast. Vielmehr verdickt sich im Bereich dieser Gefäßanlagen der Entoblast unter Aufnahme von Dotter und liefert so einen Ersatz für den Keimwall.

Die Blutinseln der Reptilien erscheinen frühzeitiger als die der Selachier, lange vor dem Auftreten der ersten Urwirbel und lange bevor der periphere Mesoblast sich vorne zum Ring geschlossen hat. Sie kommen in der gleichen Richtung zum Vorschein wie der periphere Mesoblast selbst, nämlich von hinten nach vorne und gerade umgekehrt wie die der Selachier. Aber in Uebereinstimmung mit den letzteren nimmt die Stärke der Inseln in der Richtung ihres Auftretens allmählich in bedeutendem Grade ab, so daß — im Gegensatze zu den Selachiern — die vordersten Inseln die schwächsten sind, so zellenarm, daß sie nur wenige Blutkörperchen bilden und im Flächenbild nicht mehr als „Inseln" imponieren.

Was die genetischen Beziehungen der Blutinseln zu den Keimblättern anlangt, so leiten alle neueren Forscher diese Gefäßanlagen aus dem Mesoblast ab, wie dies zuerst Strahl für Lacerta gethan hat. Das ist im Grunde auch die Meinung von Mehnert für die Schildkröte und von Völtzkow für das Krokodil, wenngleich beide Autoren den betreffenden Mesoblastabschnitt als Entoblast bezeichnet wissen wollen. Bemerkenswert mit Rücksicht auf die Blutbildung bei Petromyzon und Torpedo ist die Ansicht von Ballowitz, nach welcher bei der Kreuzotter das für die Blutbildung bestimmte Material dem Mesoblast von Hause aus nicht angehört, sondern ihm durch dotterhaltige Entoblastzellen zugeführt wird. Ich selbst habe bei Platydactylus für die stark bluthaltigen kaudalen Inseln eine mesodermale, für die zuletzt entstehenden blutarmen vordersten Anlagen, also für einen kleinen Bruchteil des gesamten Blutes, eine entodermale Entstehung gefunden. Wenn die soeben erwähnte Annahme von Ballowitz richtig ist, würde dieser Gegensatz sich leicht damit erklären lassen, daß die verspäteten vorderen Gefäßanlagen nicht erst die Durchgangsstufe des Mesoblast einschlagen, sondern direkt aus dem gemeinsamen Mutterboden aller Blutanlagen, dem Entoblast, hervorgehen, analog dem oben (p. 1110) besprochenen Nachschub entodermaler Gefäßanlagen von Torpedo.

Aber auch die bereits angelegten mesodermalen Blutinseln gehen bei den Reptilien nachträglich noch Beziehungen zum Mesoblast ein. So bohren sich die Blutinseln bei denjenigen Reptilien, bei welchen sie auf dem Keimwall zur Ausbildung kommen, bei Cheloniern, dem Krokodil und Hatteria, in diesen Entoblastabschnitt ein (Mehnert, Völtzkow, Schauinsland), wobei, wie es scheint, die Abgrenzung der beiderlei Schichten eine unscharfe wird. Ob dabei von seiten des Keimwalls Zellen an die Blutinseln abgegeben werden, wird von den genannten Forschern verschieden beurteilt. Schauinsland glaubt einen solchen entodermalen Zuwachs für die Blut-

inseln von Hatteria ziemlich bestimmt annehmen zu dürfen, während Mehnert und Völtzkow ihn für Emys und Crocodilus in Abrede stellen. Wie bei diesen Reptilien in den Keimwall, so senken sich bei den übrigen, den Sauriern (und Schlangen), die Blutanlagen in den erhöhten dotterhaltigen Entoblast der A. pellucida ein und buchten ihn gegen die Tiefe zu mehr oder weniger aus. Eine nachträgliche Abgabe von Entoblastzellen ließ sich hier für den Gecko weder ausschließen noch sicher feststellen. Findet sie statt, so spielt sie jedenfalls für die Vergrößerung der Anlagen, die ersichtlich durch lebhafte Eigenvermehrung ihrer Zellen stattfindet, ebensowenig eine Rolle, wie bei Selachiern. Bedeutungslos kann aber die Verbindung der Blutanlagen mit dem dotterhaltigen Entoblast nicht sein, weil sie eine regelmäßige Begleiterscheinung der Blutbildung bei den Wirbeltieren darstellt. Es ist anzunehmen, daß sie der Ausdruck für eine Abgabe von Stoffen (besonders des Eisens) von seiten des Dotters an die roten Blutzellen ist.

Die histologische Differenzierung der Blutinseln in bluthaltige Endothelröhren geschieht wie bei Selachiern durch Sonderung der gemeinschaftlichen Zellenmasse in eine oberflächliche Endothellage und einen centralen Blutzellenhaufen.

In dem inneren, von den Blutinseln umschlossenen, Abschnitt des Mesoblast- oder Gefäßhofes entwickeln sich blutleere Endothelröhren. Man kann daher bei Reptilien diese Zone als die der leeren Gefäße dem außen gelegenen Bluthof gegenüberstellen. Die leeren Gefäße legen sich (beim Gecko und der Eidechse) ebenfalls solide an als dünne Zellenstränge, die mindestens zum Teil in primärem Zusammenhang mit den Inseln entstehen, von denen sie sich nur durch ihre Zellenarmut unterscheiden. Sie treten, wie bei Selachiern, erheblich später als die Blutinseln auf und wandeln sich rascher als diese in Röhren um. Auch innerhalb der Blutzone kommen sie zwischen den Blutinseln zur Entwickelung. Ein Teil derselben erscheint hier schon frühzeitig und stellt, wie ich vermute, teilweise primäre Verbindungsbrücken benachbarter, aus einer gemeinschaftlichen Zellenplatte sich unvollständig abgliedernder Blutinseln dar.

Bei den Selachieru tritt peripher von dem Bluthof noch eine äußere Zone leerer Gefäße auf, welche die gleiche Breite erlangt wie die innere. Auch bei den von mir daraufhin untersuchten Sauriern (Gecko und Eidechse) erscheinen außen von den Blutinseln, als Ausläufer von ihnen, solide, alsbald sich höhlende Anlagen leerer Gefäße. Sie nehmen aber einen viel schmäleren Streifen ein als die inneren. Diese, den Inseln seitlich ansitzenden Gefäßästchen und -schlingen bilden durch Konfluenz den Randsinus. Der letztere entsteht also, wie bei Selachiern, als leeres Gefäß, hat aber nicht, wie dort, wandungslose Räume zum Vorläufer.

7. Ableitung der Blutinseln (und des Randsinus) der Reptilien von denjenigen der Anamnier.

Eine Vergleichung der Blutbildung zwischen Anamniern und Amnioten, speciell zwischen den Amphibien und dem Huhn, ist hinsichtlich einiger übereinstimmender Merkmale mehr allgemeiner Natur schon wiederholt angestellt worden, so vor 30 Jahren durch Goette (1875) und später in eingehenderer Weise durch Brachet (1898). Wenn wir

im folgenden den Versuch machen, die Blutinseln und den zu ihnen gehörigen Randsinus der Reptilien von den entsprechenden Bildungen der Anamnier genetisch abzuleiten, so haben wir auf die Gastrulation zurückzugreifen und von der durch O. Hertwig und Rabl mit Recht betonten Thatsache auszugehen, daß der Urmund der Amnioten allein in der Primitivplatte (Primitivstreif) und nicht zugleich am Keimscheibenrande gesucht werden muß, welch letzterer im Gegensatz zu den Selachiern hier ausschließlich Umwachsungsrand ist: dem vorderen Urmundrand der Selachier entspricht „das Hinterende der Primitivrinne“ bei Amnioten. Hieraus erklärt sich die Thatsache, daß die Blutinseln bei Selachiern zuerst im „vorderen“, bei Amnioten dagegen „im hinteren“ Bezirk der Keimscheibe entstehen (Rabl 1892, p. 58).

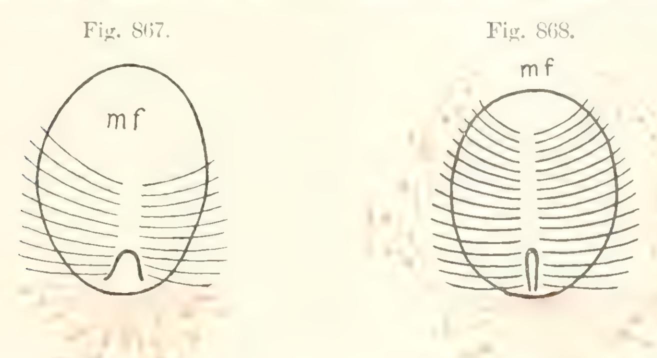


Fig. 867. Schema der Topographie des Mesoblast und der Blutinseln wie Fig. 845. Der ventrale Mesoblast und die Blutinseln rot. *mf* mesoblastfreie Zone

Fig. 868. Dasselbe nach einem etwas älteren Stadium. Der Mesoblast im Bereich der seitlichen und vorderen Blutinseln wurde deshalb mit Rot wie die Blutinseln selbst angegeben, weil die Cölomwände über den Blutinseln aus gemeinsamer Anlage mit diesen entstehen. Die Pfeile geben die Richtung an, in welcher die Blutanlagen sich ausbreiten.

Wir können aber in der Vergleichung noch weiter gehen. Nachdem sich meine frühere (Rückert 1887) Hypothese bestätigt hat, daß die Blutinseln der Amphibien aus der gleichen Quelle wie die der Selachier, nämlich aus dem Mesoblast der ventralen Urmundlippe hervorgehen (p. 1118), ist es die nächste Aufgabe, auch das Blut der Amnioten auf einen homologen Mesoblastabschnitt zurückzuführen. Das erscheint nun für die ersten Blutinseln der Reptilien in der That möglich, denn diese entstehen, wie sich für den Gecko nachweisen ließ, aus dem hinteren (ventralen), von der gleichnamigen Urmundlippe ausstrahlenden Mesoblast (Fig. 867).

Dieser unpaare Abschnitt des mittleren Blattes und mit ihm das Blutmaterial breitet sich von seiner Ursprungsstätte zuerst kaudalwärts aus und liefert hier den hinteren stärksten Abschnitt des Blutinselringes. Würde dieses Zellenlager die gleiche Richtung auch im weiteren Verlaufe seiner Ausbreitung beibehalten, so müßte es um den hinteren Umfang des Eies herum auf die ventrale Wand des letzteren gelangen und hier nach vorne weiter wachsen, gerade

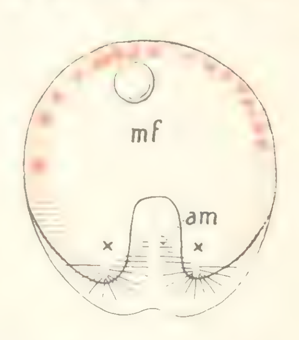
so, wie das in einem mit größerem Dotter versehenen Amphibienei der Fall sein würde. Also das aus gleicher Quelle stammende Blutmaterial schlägt bei beiden Wirbeltierformen anfänglich auch die gleiche Richtung ein.

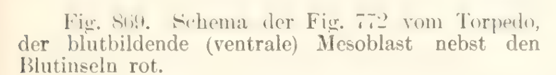
Aber die letztere kann bei den Reptilien dauernd nicht beibehalten werden, weil in ihrem meroblastischen Ei die Mesoblast- und Blutbildung wie jeder andere von den Keimblättern ausgehende Entwickelungsvorgang an das Blastoderm gebunden ist, das zu dieser Zeit den Dotter noch nicht umwachsen hat, sondern nur ein beschränktes Feld der Eioberfläche bedeckt. Und nun sehen wir innerhalb dieser Blastodermscheibe die Blutinseln sich in eine Lage zum Embryo und insbesondere zu dessen Mesoblast begeben, die derjenigen bei Amphibien durchaus entspricht: sie biegen von ihrer kaudalen Ursprungsstätte nach vorne um und rücken in dieser Richtung weiter vor am lateralen Rande der mesodermalen Seitenplatten (Fig. 868), genau so wie bei Amphibien der blutbildende ventrale Mesoblast dem ventralen Rande der Seitenplatten (dorsaler Mesoblast) entlang nach vorne sich erstreckt. Wenn man die seitlichen Blastodermränder der Reptilien unter Reduktion des Dotters ventromedian vereinigt oder vielmehr so weit übereinander geschoben sich vorstellt, daß der linke und rechte Blutinselstreifen zusammentreffen, so hat man die Lage, die sie bei Amphibien zum Embryo einnehmen.

Ob die Uebereinstimmung der Reptilien mit denen der Amphibien sich so weit erhalten hat, daß der am Seitenrand des Schildes nach vorn sich ausbreitende blutbildende Mesoblast ebenfalls Zellenmaterial vom Urmundrand her bezieht, wird sich, wie alle derartige Fragen, bei denen embryonale Zellverschiebungen in Betracht kommen, nur unter Zuhilfenahme des Experimentes entscheiden lassen (siehe unten Hühnchen). Die Entstehungsweise der Blutinseln beim Gecko spricht dafür, daß die Ausbreitung ihres Materials auch bei den Reptilien nicht völlig frei und unabhängig vom Entoblast sich vollzieht, sondern zum wenigsten ganz vorne unter Delamination von dieser dotterhaltigen Unterlage geschieht. Auch hierin lehnt sich der Vorgang bei Reptilien an die Entstehung des ventralen Mesoblast der Urodelen bezw. der Blutanlagen der Anuren an, die ihrerseits wieder mit den Selachiern und, wie wir sehen werden, auch den Vögeln in diesem wichtigen Punkt Uebereinstimmung zeigen.

Nachdem die Blutinseln der Reptilien vom Blutstrang der Amphibien abgeleitet sind, erübrigt noch ihr Verhältnis zu den Blutanlagen der Selachier der Klarstellung. Hier tritt vor allem die Uebereinstimmung hervor, daß bei beiden meroblastischen Eiformen die Blutanlage einen zum Keimhautrand konzentrischen Ring ausbildet, obwohl der Ausgangspunkt und der Weg, der zu diesem gemeinsamen Ziele führt, bei beiden ein ganz verschiedener ist. Bei Selachiern erklärt sich diese Form (Fig. 869) einfach dadurch, daß die blutbildende ventrale Blastoporuslippe mit dem Keimhautrand selbst zusammenfällt. Die Blutanlage rückt hier als ein nach vorne geschlossener, hinten offener Ring vom Keimscheibenrand in das Innere des Blastoderms (oder vielmehr sie wird vom auswachsenden Rande im Innern zurückgelassen). Bei den Reptilien entsteht sie infolge der veränderten Gastrulaform zuerst hinter der Embryonalanlage

(Fig. 867). Als ein hinten geschlossener Ring dehnt sie sich dann zu beiden Seiten der Embryonalanlage nach vorne aus (Fig. 868), was sich noch von den Amphibien ableiten läßt. Aber zuletzt vereinigen sich ihre beiden Hälften vorne vor dem Kopf, indem sie die mesoblastfreie Zone umfassen! Dadurch kommt genau die gleiche Anordnung zu stande wie bei Selachiern, sowohl für die Blutinselkette selbst, als für ihr zugehöriges Endothelrohr, den Randsinus. Diese letztere merkwürdige Uebereinstimmung zwischen




Fig. 869. Schema der Fig. 772 vom Torpedo, der blutbildende (ventrale) Mesoblast nebst den Blutinseln rot.

zwei so entfernt stehenden Wirbeltiergruppen wie Selachier und Amnioten läßt sich vielleicht durch die nachstehende phylogenetische Betrachtung verständlich machen.

Für die stammesgeschichtlichen Beziehungen der beiden meroblastischen Eiformen der Selachier und Sauropsiden kommen unter den verschiedenen a priori gegebenen Möglichkeiten zwei ernstlich in in Betracht[1]). Entweder hatte die Stammform der Selachier, die zu den Amphibien nach aufwärts führt, ihren Dotter zur Zeit dieser Abzweigung schon erworben, oder sie hat ihn erst später sich angeeignet. Im ersteren Falle sind die Amphibieneier „sekundär dotterarm", um mit Rabl (1892) zu reden, sie haben den ihnen von der Stammform übermittelten Dotter wieder verloren. Dann sind die Sauropsiden sekundär dotterreich, weil sie ihren Dotter zum zweiten Male, phylogenetisch gesprochen, erlangt haben. Im anderen Falle dagegen würden die Selachier ihren Dotter auf der Seitenlinie gewonnen haben analog den Teleostiern. Es würde zwischen dem meroblastischen Zustand des Selachier- und des Sauropsideneies so wenig Verwandschaft bestehen, wie zwischen dem der Knochenfische und der Sauropsiden. Die letzteren wären ebenso primär meroblastisch wie die Selachier. Rabl (1892), der diese Frage zum erstenmal klar und scharf entwickelt hat, vertritt bekanntlich die erstere Ansicht, und diese ist seitdem zu einer Art Dogma geworden, denn ein Beweis für dieselbe, etwa in dem Sinne, wie er für den schon von Haeckel erkannten Verlust des Nahrungsdotters der Säugetiere vorliegt, ist nicht gegeben. Ich möchte nun ebenfalls die Ansicht Rabl's für die richtige halten, und zwar deshalb, weil das oben besprochene Merkmal bei der Blut- und Gefäßbildung der Amnioten, nämlich die Ausbildung einer ringförmigen, vorne geschlossenen Blutanlage und eines ebensolchen Ringsinus als Argument für jene Auffassung gelten kann. Es ist dies eine Selachierähnlichkeit, die eine Erklärung fordert. Und eine solche liegt nahe, wenn man das Erscheinen dieser Ringbildungen bei Amnioten als ein Wiedererscheinen auffaßt: die Randvene der Selachier ist von dem präanalen Subintestinalvenenstück dotterarmer Vorfahren abzuleiten (p. 1120) und kehrt bei den Amphibien infolge des Dotter-

1) Die dritte Möglichkeit, daß eine meroblastische Stammform der Amphibien einen von den Selachiern stammenden Dotter direkt auf die Sauropsiden übertragen habe, braucht angesichts der verschiedenen Gastrulation der zwei letzteren nicht diskutiert zu werden.

verlustes auf diese Ausgangsform zurück. Bei den Amnioten kommt sie mit dem erneuten Dottererwerb abermals zum Vorschein, und zwar trotz der infolge der Gastrulation völlig veränderten genetischen Bedingungen in der gleichen Endform, d. h. als vorne geschlossener Ring.

8. Die ersten Gefäßbahnen der Area vasculosa der Reptilien und ihre Ableitung von Gefäßen der Anamnier.

1) Der Randsinus. Auf ihn wurde schon wiederholt Bezug genommen. Er legt sich bei den Reptilien als ein die Blutinselkette peripher begleitendes leeres Gefäß an, wie bei Selachiern, nur näher an den Blutinseln als dort. Auch kommt er später zur Ausbildung [1]), vielleicht aus dem Grunde, weil er bei Reptilien nicht durch wandungslose Lakunen vorgebildet ist. In einer Beziehung jedoch besteht ein auffallender Unterschied: der Randsinus der Reptilien und überhaupt der Amnioten biegt nicht, wie derjenige der Selachier (und wie sein Homologon bei Amphibien), hinten in

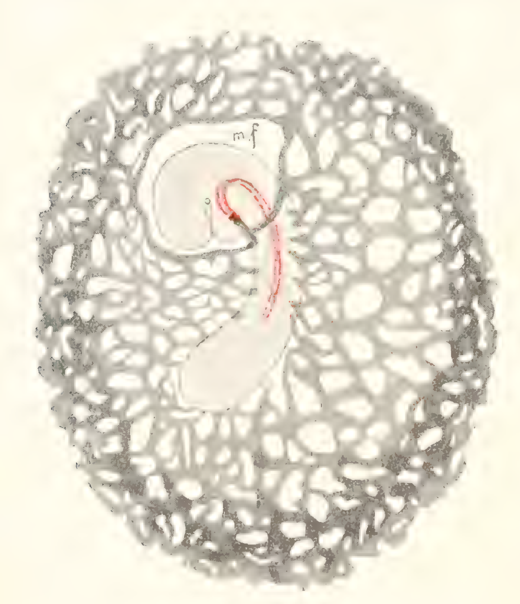


Fig. 870—872. Entwickelung der Bahnen des Dotterkreislaufes der Reptilien, schematisch vereinfacht. Venen schwarz, Arterien rot.

Fig. 870 nach Fig. 860 vom Gecko. Die mesodermfreie Zone (*mf*), die in Fig. 860 nur als schmaler Streif zu sehen, wurde erweitert, um den sie umschließenden, durch die beiden Dottervenen gebildeten Venenring zu zeigen. Das Gefäßnetz der A. vasculosa noch nicht durch einen Randsinus (äußeren Venenring) geschlossen. Die hohlen Blutinseln als dunkle Flecke im Netze. Die Aorten (rot) noch nicht in offener Verbindung mit dem Dottergefäßnetz. Aorten und rechte Dottervene an den unterbrochenen Stellen unfertig.

den Embryo ein, um sich hier als Subintestinalvene kaudal fortzusetzen, sondern er umgreift das hintere Ende der Embryonalanlage in weitem Bogen, ohne mit derselben in Verbindung zu treten.

2) Die Dottervenen, Venae vitellinae (Fig. 870) treten als die ersten Gefäßstämme des Eies auf, und zwar als direkte paarige Fortsetzung des venösen Endes des Herzschlauches. Sie verlaufen, wie schon STRAHL gesehen hat, am Rande der mesodermfreien Zone (*mf*) auf dem Dotter nach vorn. Füge ich noch hinzu,

1) Das späte Auftreten des Randgefäßes bei Lacerta ist schon STRAHL aufgefallen.

daß sie an dem von mir untersuchten Objekt (Gecko) am vorderen Umfang dieser Zone im Bogen ineinander übergehen, also einen das Gefäßnetz des Dotters nach innen abschließenden Ring bilden, so ergiebt sich in allen Punkten eine Uebereinstimmung mit den primären vorderen Dottervenen der Selachier. Die Dottervenen der Reptilien in ihrem in Fig. 870 dargestellten ursprünglichen Zustand sind also den primären vorderen Dottervenen der Selachier (und damit auch dem extraembryonalen Abschnitt der Dotterarterie der Selachier) homolog (Fig. 792).

Etwaige Zweifel an der Identität dieser primitiven, anfänglich nur dem Dotter zugehörigen Venen der Selachier und Amnioten dürften durch den weiteren Hinweis zu beseitigen sein, daß auch das aus dem Endstück derselben später hervorgehende intraembryonale Längsgefäß bei beiden Wirbeltiergruppen homolog ist, was von mehreren Forschern schon durch die Namengebung ausgesprochen wurde. Es ist dies bei Selachiern die Subintestinalvene (Balfour, P. Mayer) des Vorderrumpfes, welche Rabl, C. K. Hoffmann und Hochstetter, ohne ihr Verhalten zum Dotter zu kennen, als Venae omphatomesentericae bezeichnet und damit dem gleichnamigen Gefäßstamm der Amnioten an die Seite gestellt haben.

Aus den obigen Darlegungen ergiebt sich zugleich, daß die mesodermlose Zone der Selachier dem (mesodermlosen) Proamniosfeld der Amnioten homolog ist.

3) Die Dotterkapillaren, ein zwischen dem Embryo und den Dottervenen einerseits und dem Randsinus andererseits gelegenes Netz von Endothelröhren, welches aus der Mehrzahl der blutleeren und sämtlichen bluthaltigen Gefäßanlagen hervorgegangen ist. Während später (Fig. 871 u. 872) der innere Teil desselben den Dotterarterien und ein kleiner vorderer Abschnitt den Dottervenen einverleibt wird und der Rest als ein zwischen diese Gefäßstämme eingeschaltetes arteriell-venöses Kapillarnetz übrig bleibt, stellt es zu Anfang (Fig. 870) in seiner ganzen Ausdehnung ein venöses, d. h. nur den Venen angeschlossenes Kapillarnetz dar, wie in dem entsprechenden Stadium bei Selachiern (Fig. 792).

Die Uebereinstimmung des gesamten Dottergefäßsystems der Selachier und Reptilien in diesem jüngsten Zustand (Fig. 792 u. 870) ist somit eine weitgehende, wenn man von dem an sich nebensächlichen Umstand absieht, daß bei den Reptilien der Randsinus zu dieser Zeit noch unfertig ist. Nimmt man ihn in Fig. 870 als vollendet an oder denkt man sich in Fig. 871 die Arterienstämme noch als Teile des venösen Kapillarnetzes, so hat man bei beiden Objekten zwei Venenringe, die ein Kapillarnetz zwischen sich fassen. Der innere Ring ergießt sich bei beiden in das Herz. Aber der äußere hat bei den Amnioten — und das ist der einzige wesentliche Differenzpunkt — die bei den Anamniern vorhandene Verbindung mit dem Embryo eingebüßt und steht daher ausschließlich mit dem venösen Kapillarnetz in Verbindung.

Dieser gemeinsame Ausgangszustand ist bei Selachiern und Reptilien ein vorübergehender. Wie er sich bei Selachiern durch Einverleibung des inneren Venenringes in das arterielle System umgestaltet, wurde oben geschildert. Bei Reptilien schlägt die Weiterentwickelung eine völlig andere Bahn ein. Der innere Venenring bleibt venös, und der äußere erhält den ihm fehlenden direkten Abfluß zum Herzen durch sekundäre Verbindung mit dem inneren. Dies geschieht in folgender Weise. Schon im Stadium der Fig. 871 erweitern sich die an die Venae

vitellinae vorne anstoßenden Züge des Kapillarnetzes und werden so zu Aesten dieser Venen, welche dem Randsinus zustreben. Alsdann geht die von vornherein schwächer angelegte (Strahl, Junglöw, Hoffmann) rechtsseitige Vene, wie schon für Saurier, Schildkröten und Schlangen von mehreren Forschern festgestellt ist (Hoffmann, H. Virchow, Semon, Mehnert) zu Grunde (ob total? s. Anm.)[1]. Damit hört der innere Venenring auf zu existieren. Indem zugleich ein zum Randgefäß gehender Ast der linken Vene sich stärker ausweitet, wird er zur Fortsetzung ihres Stammes. Dieser mündet nun direkt, und zwar mehr oder minder gegabelt, in den Sinus (Fig. 872).

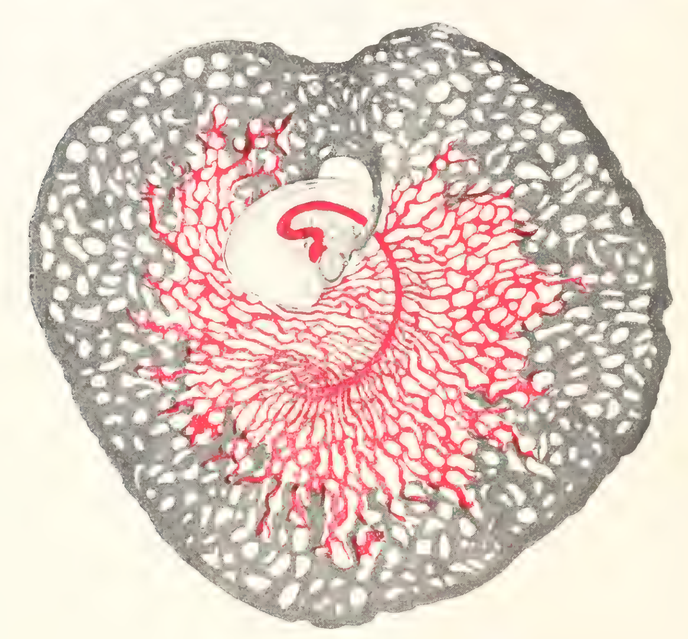


Fig. 871. Späteres Stadium nach Fig. 865 von Anguis. Rechte Dottervene durch den Kopf verdeckt (gestrichelt), Randsinus gebildet. Aorten und Dotterarterien rot.

So fließt jetzt das Blut der Randvene unmittelbar in die ehemalige linke, jetzt alleinige Vena vitellina und durch diese zum Herzen.

Diese Anordnung der Venen ist, wenn sie auch gegenüber den Selachiern ein Novum darstellt, doch von den Reptilien nicht neu erworben, sondern ihnen von den Amphibien übermittelt worden, denn hier bereits gewinnt der aus dem Blutstrang hervorgegangene, dem Randsinus homologe, Abschnitt der Subintestinalvene sekundär Anschluß an das davor gelegene, das Venenende des Herzens fortsetzende Venenstück[2]. Das aus der Blutanlage hervorgegangene

1) Nach Mehnert geschieht dies durch Verschmelzung mit der linken Vene und Verlust der Mündung.

2) Die Petromyzonten bleiben hier absichtlich außer Betracht, weil sie wiederum andere Verhältnisse darbieten. Ueber diese ersten Blutbahnen werden demnächst Herr Kollege Mollier und ich an anderer Stelle im Zusammenhang berichten.

Stück der Subintestinalvene ist bei Amphibien nicht nur hinten, sondern auch vorne mit dem übrigen venösen Längsgefäßzug in Kontinuität. Nur die neu erworbene vordere Verbindung erhält sich zu den Amnioten hinauf, die ursprüngliche hintere kommt bei diesen zum Ausfall, denn sie konnte verloren gehen, nachdem die vordere aufgetreten war.

4) Die Dotterarterien (Arteriae vitellinae). Nachdem die Dottervenen der Reptilien sich als Venen erhalten und nicht, wie bei Selachiern, zur Dotterarterie werden, müssen bei den Reptilien Dotterarterien neugebildet werden, aus anderer Quelle als

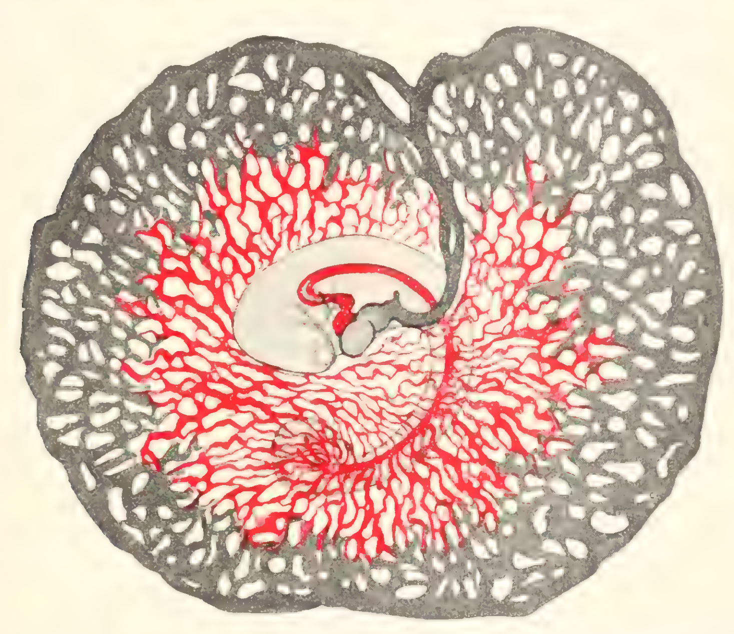


Fig. 872. Nach Anguis. Weitere Umbildung der venösen Bahn. Nur mehr die linke Dottervene vorhanden, direkt aus dem Randsinus hervorgehend. Sonst wie in Fig. 871.

bei den Selachiern. Wie aus Bd. III dieses Handbuches, p. 112, zu ersehen (vergl. auch die dort angegebene Litteratur), tritt bei Reptilien zunächst eine größere, bei den verschiedenen Formen übrigens verschieden große, Anzahl paariger, zum Teil symmetrischer, zum Teil asymmetrischer Dotterarterien als ventrale Aeste der Rumpfaorta auf (Fig. 871 u. 872). Sie verlaufen vom ventralen Umfang der Aorta durch das kurze Mesenterium zum Darm und ziehen dann der Darmwandung entlang zwischen Entoderm und Splanchnopleura in querer Richtung hinaus zum extraembryonalen Blastoderm, das sie in allen Richtungen, mit Ausnahme des vordersten, den Venen reservierten Raumes, durchsetzen, um hier, ohne daß sich eine Grenze dafür angeben ließe, im Kapillarnetz aufzugehen. Wie jüngere Stadien lehren, entstehen diese Gefäße zuerst auf dem Dotter, und zwar als innere Ausläufer der Blutinselkette (Fig. 856), die gegen den Embryo zu sich entwickeln. An die Aorta gewinnen sie erst

nachträglich Anschluß durch Vermittlung von intraembryonalen Quergefäßen, die, wie bei Selachiern, ein die Darmwand umspinnendes engmaschiges Netz bilden. Im Stadium der Fig. 860 ist dieses Darmgefäßnetz noch solide, d. h. durch Zellenzüge angegeben, während die anstoßenden Gefäßzüge auf dem Dotter bereits hohl sind. Es wurden daher die letzteren im Schema der Fig. 870 noch nicht als Arterien durch die Farbe gekennzeichnet, weil sie noch nicht mit der Aorta in offener Verbindung stehen, sondern als Teile des Kapillarnetzes des Dotters aufgefaßt.

Wenn die Dotterarterien der Reptilienembryonen, wie hieraus hervorgeht, denen der Selachier nicht homolog sind, so sind sie ihnen doch genetisch insofern verwandt, als sie wie diese aus Dottergefäßzügen hervorgehen, die mittelst der primitiven Quergefäße des Embryo Anschluß an die Aorta gewinnen. Auch als homodynam wird man die Dotterarterien der Selachier und Reptilien nicht bezeichnen dürfen, denn erstens unterscheiden sich die Quergefäße der Vorniere, die bei den Selachiern die Verbindung mit der Dotterarterie vermitteln, von den weiter hinten folgenden Quergefäßen des Darmes, welche die Dotterarterien der Reptilien herstellen helfen, in so wesentlichen Punkten, daß eine Homodynamie für dieselben erst zu erweisen wäre, und zweitens ist der extraembryonale Anteil der Dotterarterien bei Selachiern und Reptilien nicht vergleichbar, denn bei den ersteren ist dies der Stamm der Dottervenen, bei den letzteren aber sind es erweiterte Züge des Dotterkapillarnetzes. Die Dotterarterien der Reptilien und Selachier sind also nur analoge, nicht homodyname Bildungen.

Hingegen sind die Dotterarterien der Reptilien von Gefäßen der Amphibien leicht ableitbar. Sie sind in toto homolog den dorsoventralen Darmgefäßen der Amphibien, die von der Aorta hinab zum Dotter ziehen, um dem der Randvene entsprechenden, aus der Blutanlage hervorgegangenen Abschnitt der Subintestinalis ihr Blut zuzuführen. Auch bei den Selachiern legen sich im Vorderrumpf solche Quergefäße frühzeitig an, welche vom Dotter hinauf gegen die Aorta zu sich erstrecken und diese mit dem Randgefäß zu vereinigen streben; sie wären vergleichbar den Dotterarterien der Reptilien, wenn sie zur vollen Entwickelung kämen. Das letztere ist jedoch nicht der Fall, weil in ihrem Bereich der Embryo sich alsbald vom Dotter abtrennt.

Auch bei den Reptilien verschwinden, offenbar in kausalem Zusammenhang mit der Abschnürung des Embryo vom Dotter, die zahlreich angelegten Dotterarterien bis auf einen einzigen linksseitigen Stamm (s. Bd. III, p. 112 dieses Handbuchs).

Der geschilderte primäre Dotterkreislauf der Reptilien geht also von der Rumpfaorta aus, durch die Dotterarterien zum Kapillarnetz des Dotters, von da in die Randvene und durch die 1—2 Dottervenen zum venösen Ende des Herzens zurück (Fig. 871 u. 872).

IV. Vögel.

(Nach eigenen Untersuchungen beim Huhn).

Von **Rückert**.

1. Entstehung der Gefäßanlagen in der Area opaca.

a) Jüngste Stadien (die ersten kaudalen Gefäßanlagen der Area opaca).

Beim Huhn können die ersten Anlagen der bluthaltigen Gefäße bei Flächenbetrachtung der Keimscheibe schon in einem Entwickelungsstadium sichtbar werden, welches (Fig. 873) einen langen Primitivstreifen (von ca. $2 - 2^{1}/_{2}$ mm), aber noch keinen Kopffortsatz zeigt. Nur auf Schnitten läßt sich um diese Zeit schon ein ganz kurzes Stück eines Kopffortsatzes (von ca. $^{1}/_{10}$—$^{1}/_{5}$ mm) nachweisen. Es ist dies eine Entwickelungsstufe, die, nach dem Kopffortsatz zu urteilen, merklich jünger ist als jene, mit welcher bei Reptilien (Gecko) die Blutinselbildung anhebt (Fig. 844).



Fig. 873. Keimscheibe des Hühnchens mit einer Primitivstreifenlänge von 2,3 mm. Vergr. 25:1.

Wie in den übrigen meroblastischen Wirbeltiereiern, so entstehen auch in dem der Vögel die Anlagen der bluthaltigen Gefäße, innerhalb des extraembryonalen Mesoblast. Wie sich dieser Abschnitt des mittleren Keimblattes im Stadium unserer Fig. 873 verhält, zeigt das beistehende Schema der Fig. 874. Der vom Primitivstreifen ausgehende periphere Mesoblast durchsetzt hier die Area pellucida und erstreckt sich schon ein Stück weit in die Area opaca, also in das Gebiet des Keimwalles hinein. Und zwar ist er hinten, da, wo er vom verbreiterten Kaudalende des Primitivstreifens seinen Ausgang genommen hat, am

tiefsten in die Area opaca vorgedrungen, während er weiter vorn, entsprechend der Verbreiterung der Area pellucida, nur als schmaler Streif über die Keimwallgrenze hinaus ragt und noch weiter vorn diese gerade erst erreicht. Schließlich endet er innerhalb des hellen Fruchthofes, so daß ein in den einzelnen Keimscheiben dieses Stadiums verschieden großes vorderes Feld dieser Zone (*mf*) noch mesoblastfrei ist, d. h. eines selbständigen, vom Entoblast getrennten Mesoblast entbehrt [1]).

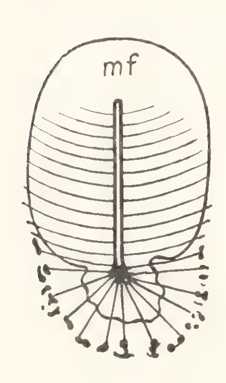


Fig. 874. Schema der Topographie des Mesoblast und der ersten Blutanlagen im Stadium der Fig. 873. *mf* mesoblastfreie Zone der Area pellucida.

Die ersten Blutanlagen erscheinen in dem kaudalen Abschnitt des Mesoblasthofes der Area opaca, woselbst sie bei Flächenbetrachtung der Keimscheibe (Fig. 873) als eine hufeisenförmig gebogene Reihe schwach dunkler, vorerst noch ziemlich verwaschener Flecke sichtbar werden, welche dem Außenrande des Mesoblastfeldes entlang sich erstreckt. Nach vorn zu nähern sie sich entsprechend der Anordnung des Mesoblasthofes, dem Innenrand der Area opaca, werden dabei noch undeutlicher als hinten und verschwinden allmählich.

Eine Modifikation in der Topographie der ersten Blutanlagen besteht darin, daß sie bei einem Teil der Keimscheiben zuerst zu beiden Seiten des hinteren Primitivstreifenendes, also paarig auftreten, um sich sodann durch etwas später erscheinende kaudale Flecke zum Halbring zu schließen.

Auf Schnitten (Fig. 875) zeigt sich, daß die diffusen Flecke des Oberflächenbildes dadurch zu stande kommen, daß der in die Area opaca (Keimwall) auswachsende lockere, mesenchymatöse Mesoblast sich an seinem freien Rande zu Platten verdichtet, die anfänglich aus 1—2 Reihen von Zellen bestehen. Im Gegensatz zu

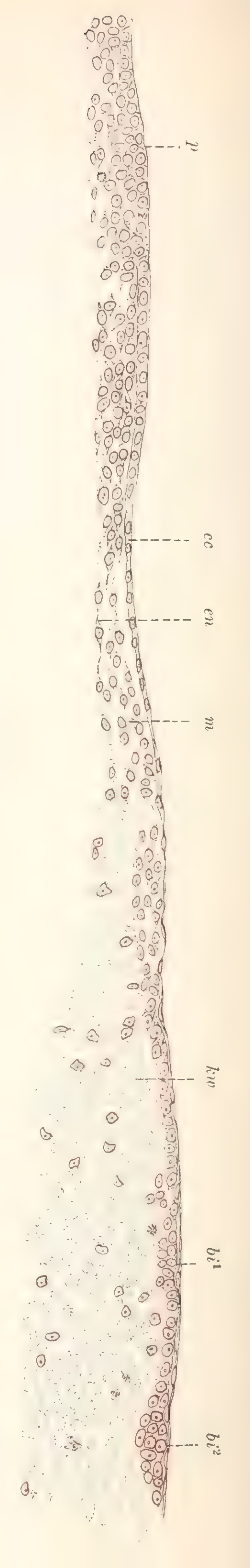


Fig. 875. Querschnitt durch das hintere Ende des Primitivstreifens einer Hühnerkeimscheibe von der Altersstufe der Fig. 873. *p* Primitivstreifen. *ec* Ektoblast. *en* Entoblast der A. pellucida. *m* Mesoblast. *kw* Keimwall. bi^1 und bi^2 zwei junge Blutanlagen zu einer gemeinsamen Zellenplatte vereinigt. Vergr. 210:1.

1) Es sieht aus, als ob vorn die Mesoblastzellen der A. pellucida sich vom unterliegenden Entoblast ablösen, also lokal entstehen.

den flachen, meist spindelförmigen und durch Ausläufer verbundenen Elementen des undifferenzierten Mesoblast enthalten die Platten im allgemeinen weniger stark abgeflachte, oft kubische, rundliche, ja selbst cylindrische Zellen, die sich untereinander nicht durch Ausläufer, sondern flächenhaft und innig (epithelartig) berühren. Die Zellenplatte der Fig. 875 zeigt an ihrem rechten, mit dem Rande des Mesoblasthofes zusammenfallenden Ende eine gegen den Dotter sich schwach vorwölbende Anschwellung (bi^2), die in ihrer Mitte schon drei übereinander gelagerte Zellen aufweist. Weiter links enthält sie eine zweite, aus zwei Zellenreihen bestehende Verdickung (bi^1). Diese verdickten Stellen der Platte entsprechen, wie die weitere Entwickelung lehrt, den Anlagen der Blutinseln, von denen häufig mehrere aus einer gemeinschaftlichen Platte hervorgehen.

Eine Verfolgung der Platten an den Schnittserien zeigt ferner, daß sich diese Gebilde nicht selten gabeln. Bei der Platte der Fig. 875 geschieht dies, wie gewöhnlich, dadurch, daß das dünnere Verbindungsstück der Anschwellungen sich nach ein paar Schnitten in lockeren Mesoblast auflöst. Auch Wiedervereinigungen der Aeste kommen vor und ebenso ein Zusammenhang der verästelten Platten untereinander. So erscheint das spätere Netz der Gefäße im hinteren Teil der Area vasculosa, wo die Blutinseln später immer am dichtesten liegen, schon in den ersten Mesoblastverdichtungen teilweise vorgebildet, wie dies bald darauf auch in dem deutlicher werdenden Flächenbild der Keimscheibe zum Ausdruck kommt.

Es bilden also beim Huhn die frühesten Anlagen der Blutgefäße die nämlichen flach ausgebreiteten mesodermalen Zellenplatten, wie wir sie bei Reptilien (Gecko) gefunden haben. In einem Punkt unterscheiden sie sich jedoch von denen der Lacertilier in auffälliger Weise: sie treten **nicht in der Area pellucida** auf wie dort, sondern **in der Area opaca und haben** infolgedessen bei ihrer

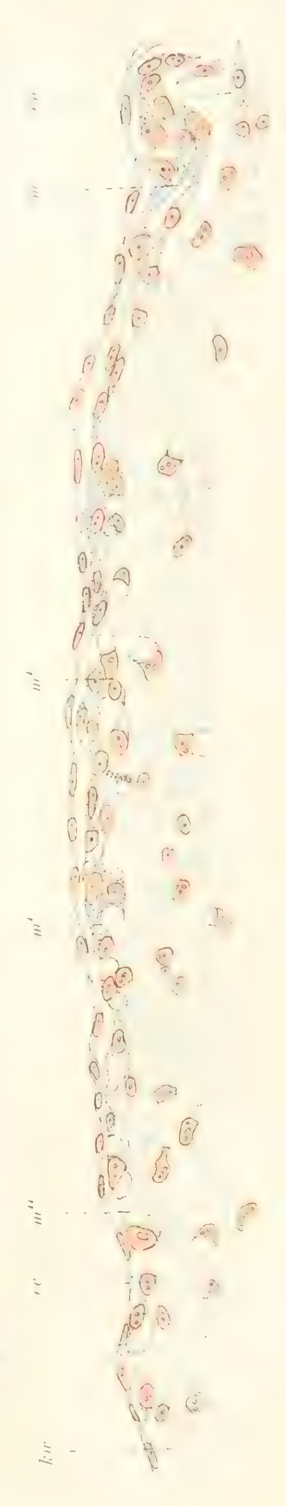


Fig. 876. Querschnitt durch den hinteren mesoblasthaltigen Abschnitt der A. opaca einer Hühnerkeimscheibe vor dem Auftreten der ersten Blutanlagen. Das obere Ende der Figur entspricht dem Innenrand des Keimwalls, das untere Ende dem Außenrand des Mesoblasthofes. *ec* Ektoblast. *kw* Keimwall. *en* Uebergang des Entoblast der A. pellucida in den Keimwall. *m* Mesoblast. *m'* und *m''* in Delamination vom Keimwall begriffener Mesoblast. Vergr. 435:1.

Entstehung nicht einen dotterarmen, dünnen, sondern einen ungemein dotterreichen, verdickten Entoblastabschnitt, den Keimwall, zur Unterlage. Vom morphologischen Standpunkt aus ist es zwar ziemlich belanglos, ob der auswachsende Mesoblast zu der Zeit, wann sich die Blutanlagen in ihm ausbilden, den Keimwall schon erreicht hat oder nicht. Scheinen sich doch selbst die einzelnen Reptilienordnungen untereinander infolge des verschieden weiten Abstandes ihrer Area opaca von der Primitivplatte in dieser Hinsicht ungleich zu verhalten (p. 1193). Aber das histiogenetische Bild wird ein völlig anderes, wenn die Blutanlagen wie beim Huhn auf dem Keimwall entstehen. Dies soll im folgenden dargethan werden.

Wir greifen dabei auf jüngere Keimscheiben zurück, deren Mesoblast sich schon im kaudalen Abschnitt des Keimwalls ausbreitet, aber noch keine deutlichen Gefäßzellenplatten erkennen läßt (Fig. 876). Hier zeigt sich die auffallende Erscheinung, daß der Mesoblast auf diesem dotterhaltigen Entoblastabschnitt seine Beschaffenheit ändert. Während seine Zellen innerhalb der Area pellucida dünn und dotterlos[1]) sind, erscheinen sie auf dem Keimwall zu einem beträchtlichen Teil mit Dotterkügelchen oder -kugeln beladen und dementsprechend von größerem Umfang und mehr abgerundeten Formen. Dies Verhalten steigert sich in unserem Stadium gegen den Außenrand des Mesoblaststreifens zu in der Weise, daß nicht nur der Dotterinhalt, sondern auch die relative Menge der dotterhaltigen Zellen in dieser Richtung zunimmt. Demgemäß weist der durch die Mesoblastzone der Area opaca geführte Schnitt an seinem rechten, dem Innenrand des Keimwalls entsprechenden Ende noch vorwiegend flache, dotterarme und dotterlose Mesoblastzellen auf (*m*). Dann folgt nach links eine Strecke, in welcher solche Zellen nur mehr in der oberflächlichen Reihe des Mesoblaststreifens zu finden sind (*m'*), während darunter in der zweiten Reihe fast lauter dotterhaltige liegen. Noch weiter nach links sind überhaupt nur mehr Zellen der letzteren Art zu sehen (*m''*). Dieselben nehmen an Menge rasch ab und rücken auseinander, womit die ganze Zellenlage dann ihr Ende findet. Die beschriebenen Elemente können nun von den im Innern des Keimwalls zerstreut liegenden dotterhaltigen Zellen nicht unterschieden werden als höchstens dadurch, daß die von ihnen umschlossenen Dotterkugeln teilweise kleiner sind. Oft zeigen sie auch infolge excentrischer Lage ihres Kernes jene „Siegelring“formen, die H. Virchow für Keimwallzellen beschrieben hat.

Der geschilderte Bau der Zellen in Verbindung mit dem weiteren Umstand, daß die von ihnen gebildete Schicht sich an vielen Schnitten (Fig. 876) vom Keimwall absolut nicht abgrenzen läßt, erwecken durchaus den Eindruck, daß dieselbe noch zum Keimwall gehört, daß sie

1) Eine Ausnahme von diesem Verhalten findet sich in jenen ziemlich häufigen Fällen, in welchen der Primitivstreifen noch im vorliegenden Stadium mit seinem kaudalen verbreiterten Ende in die Area opaca hineinreicht. Er ist nämlich alsdann daselbst zu einem dicken, oft kielartig in den Dotter sich einsenkenden Zellenlager herangewuchert, das in seinen tieferen Schichten ungemein dotterreich ist. Die von hier seitlich abwandernden Mesoblastzellen gelangen dann schon mit Dotterinhalt versehen in den angrenzenden Teil der Area pellucida und die Gefäßzone. Das ist z. B. der Fall in der Keimscheibe der Fig. 873, wo der das Primitivstreifenende umgebende Teil der A. opaca eben im Begriff steht, nach Aufbrauch seines Dotters sich aufzuhellen, d. h. in die A. pellucida einbezogen zu werden.

eine oberflächliche, zellenreichere Lage desselben darstellt. Andererseits bildet sie aber die periphere Fortsetzung des vom Primitivstreifen ausgehenden Mesoblastes. Und später ist an ihrer Stelle ein selbständiger, d. h. vom Keimwall abgegrenzter Mesoblast vorhanden.

Diese Beobachtungen nötigen zu folgender Auffassung: Der vom Primitivstreifen ausgehende kaudale Abschnitt des Mesoblast breitet sich, nachdem er die Area opaca erreicht hat, in dieser unter Delamination vom Keimwall aus. Nach geschehener Delamination besteht er aus Zellen, deren Herkunft sich im Einzelnen nicht mehr

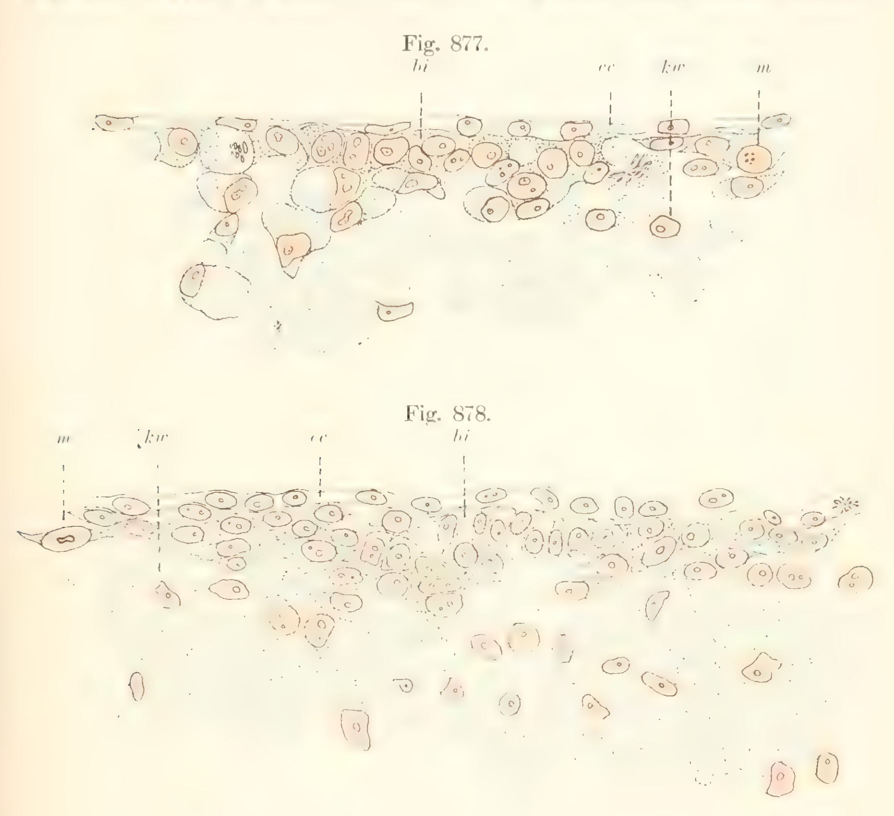


Fig. 877 u. 878. Zwei Querschnitte aus dem hinteren mesoblasthaltigen Abschnitt der A. opaca. Vergr. 400:1. Fig 877 von der Keimscheibe der Fig. 875 (Außenrand des Mesoblast- oder Gefäßhofes links). Fig. 878 von der Keimscheibe der Fig. 873 (Außenrand des Mesoblast- oder Gefäßhofes rechts). *ec* Ektoblast. *m* Mesoblast. *bi* junge Blutanlage (als Zellenplatte). *kw* Keimwall.

feststellen läßt. Nur im Allgemeinen kann von dieser Schicht jetzt angegeben werden, daß sie außer Elementen, die frei vom Primitivstreifen aus vorgedrungen sind, auch solche enthält, die sich in loco vom Keimwall abgelöst haben.

Die letztere Entstehungsweise kommt ganz besonders für die ersten Gefäßanlagen, die jetzt im Randabschnitt des sich delaminierenden

Mesoblast auftreten, in Betracht. Es zeichnet sich nämlich gerade dieser Teil des Blattes bei seinem Erscheinen durch den Entoblastcharakter seiner Zellen aus (links in Fig. 876) und zweitens bewahren speziell diejenigen Stellen desselben, welche sich ihrem Bau nach als Gefäßzellenplatten kundgeben, den Zusammenhang mit dem Keimwall länger als die übrigen. Solche Stellen sind in Fig. 877 und 878 des Stadiums der Fig. 873 bei starker Vergrößerung dargestellt. Die am Rande der Mesoblastzone gelegene Platte der Fig. 877 besteht großenteils aus dotterhaltigen Zellen und steht im Gegensatz zu dem nach innen (rechts in der Figur) sich anschließenden Mesoblast (*m*) der Area opaca, mit ihrer Unterlage in Verbindung durch ebenso gebaute, nur noch stärker mit Dotter gefüllte Zellen, welche im Innern des Keimwalls stecken. Den gleichen Konnex mit dem Keimwall unterhält die etwas größere und dotterärmere Platte der Fig. 878, die erst am linken Rande der Figur gewöhnlichem Mesoblast (*m*) Platz macht. Da die oberflächlichen Keimwallschichten unterhalb beider Platten zellenreicher sind als daneben, wird der Eindruck erweckt, als dränge sich das Entoblastmaterial im Keimwall aufsteigend gegen die jungen Blutanlagen zusammen. Betrachtet man die Gebilde bei schwacher Vergrößerung, so erscheinen die im Niveau des Mesoblast gelegenen flachen Platten mit der Zellansammlung der oberflächlichen Keimwallschicht so völlig in eins verschmolzen, daß schon jetzt das Bild einer plankonvexen gegen den Dotter sich vorwölbenden Blutinsel zum Ausdruck kommt, wie solche nach vollendeter Delamination in Wirklichkeit vorliegen (Fig. 875 rechts).

Auf Grund dieser Befunde kommt speziell für die Entstehung der gefäßbildenden Teile des Keimwallmesoblast die Möglichkeit einer aktiven Beteiligung des Entoblast sehr in Betracht. Ein solcher Modus der ersten Gefäßbildung würde mit der Entstehung des peripheren (ventralen) Mesoblast und der Blutanlagen bei Selachiern und Amphibien gut übereinstimmen. Inwieweit sich die etwas abweichenden Befunde bei Reptilien mit demselben vereinigen lassen, wurde bei diesen (p. 1171) schon dargelegt.

Bevor wir das beschriebene junge Stadium verlassen, soll noch der Versuch gemacht werden, die erste Blutbildung beim Huhn von derjenigen der übrigen Wirbeltiere morphologisch abzuleiten. Wir müssen dabei von den nächsten Verwandten der Vögel, den Reptilien, ausgehen. Hier war es durch Untersuchung einer jungen Entwickelungsstufe vom Gecko (Fig. 844) möglich, die zuerst auftretenden kaudalen Blutanlagen auf den von der ventralen Blastoporuslippe ausgehenden Teil des Mesoblast (ventralen Mesoblast) zurückzuführen, womit der Anschluß an die Anamnier gewonnen war. Am Primitivstreifen des Huhnes kann man zwar eine dorsale und ventrale Blastoporuslippe nicht unterscheiden wie an der jungen Primitivplatte des Gecko, aber die Stelle, welche der ventralen Lippe der Reptilien entspricht, dürfte sich doch mit einer für unsere Zwecke hinreichenden Genauigkeit eruieren lassen. Bei Platydactylus wandelt sich der hufeisenförmig gebogene Urmund der Fig. 844 im weiteren Verlauf der Entwickelung dadurch in einen Längsspalt bezw. eine Längsrinne um (Fig. 848), daß die beiderseitigen Hälften der

dorsalen Lippe median gegeneinander rücken. Man erkennt diese Lippen auf Schnitten daran, daß an ihnen im Gegensatz zur ventralen ein Umschlagsrand durch die Stellung der Zellen zum Ausdruck kommt. Die ventrale Lippe, welche in Fig. 844 ungefähr in der queren Verbindungslinie der freien Enden der Hufeisenschenkel als flache Erhebung zu suchen war, wird dadurch an das hintere Ende des aus der kurzen Primitivplatte hervorgegangenen länglichen Primitivstreifs (Fig. 848) verdrängt (vergl. auch die Schemata Fig. 867 u. 868 p. 1195). Uebertragen wir dies auf den Vogel, so kommen wir dazu, die Stelle der ventralen Urmundlippe hier ebenfalls an das hintere, beim Huhn verbreiterte, Ende des Primitivstreifs zu verlegen. Die Beobachtungen haben nun in der Tat ergeben, daß der von diesem Bezirk ausgehende Mesoblast, den wir somit dem ventralen der Reptilien und Anamnier vergleichen dürfen, die ersten, kaudal

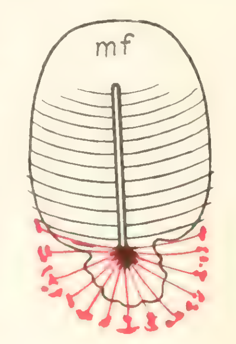


Fig. 879. Dasselbe Schema wie Fig. 874. Der vom verbreiterten kaudalen Primitivstreifenabschnitt ausgehende hintere Mesoblast, vergleichbar dem ventralen Mesoblast vom Gecko, nebst den in ihm aufgetretenen ersten Blutanlagen rot.

gelegenen Blutinseln liefert, wie dies oben für den Gecko festgestellt worden ist. Diese Auffassung wurde in beistehendem Schema (Fig. 879), das sich an die Reptilienschemata (Fig. 867 und 868) anreiht, zum Ausdruck gebracht.

Die Gastrulation des Vogels unterscheidet sich, von derjenigen des Reptils abgesehen von der viel geringeren Ausbildung der Urdarmeinstülpung meiner Auffassung nach hauptsächlich dadurch, daß hier der Urmund gleich von vornherein in der Endphase seiner Entwickelung, nämlich in der linearen Verschlußstellung, angelegt wird unter Uebergehung der vorausgegangenen Stufen. Es wird beim Vogel gleich von Anfang ab der Zustand der Fig. 848 von Gecko angestrebt, nur mit dem nebensächlichen Unterschied, daß der Primitivstreifen länger ist als dort. Es sind dementsprechend auch die aufeinanderfolgenden Abschnitte der beiderlei Primitivstreifen im ausgebildeten Zustand, einander vergleichbar. Bei beiden liegt der Eingang in die Urdarmhöhle vorn (Primitivgrube der Vögel vergl. p. 872). Dann folgt eine, besonders beim Vogel, längere Strecke, in deren Bereich die Anordnung der beiden oberen Blätter, insbesondere die Art, wie der an der Unterfläche des Ektoblast austretende Mesoblast nach beiden Seiten abfließt, an die Naht zweier vereinigter Umschlagsränder erinnert. Das Vorhandensein einer Längsrinne (Primitivrinne) verstärkt diesen Eindruck, ohne daß jedoch eine wirkliche Naht zur Ausbildung gelangt. Hier haben wir die mediane Vereinigung der beiden Hälften einer dorsalen Urmundlippe vor uns. Erst hinten ändert sich das Verhalten: der Primitivstreifen flacht sich ab, die Längsrinne schwindet und auch der breite Zusammenhang des Mesoblast mit Primitivstreifen deutet nicht mehr die Lippennaht an. Dieser Abschnitt entspricht der ventralen Urmundlippe, auf die er sich beim Gecko noch direkt zurückführen läßt.

Der vom hinteren Ende des Primitivstreifens ausgehende ventrale (blutbildende) Mesoblast ist sehr übersichtlich in Fig. 510 B vom Sperling nach SCHAUINSLAND auf dem Längsschnitt dargestellt (*mk* hinter *sr*). Sein Verhalten erinnert hier vollkommen an das des ventralen Mesoblast der Reptilien und Amphibien auf Medianschnitten.

b) Aeltere Stadien. (Weitere Ausbildung der soliden Gefäßanlagen in der A. opaca.)

α) Topographisches.

Wir verfolgen die weitere Entwickelung der Gefäßanlagen an älteren Stadien. In einer Keimscheibe (Fig. 880), die einen langen Kopffortsatz, mit Chordaanlage, aber noch keine Urwirbel besitzt, hat sich der periphere Mesoblast in der A. opaca bis zur Höhe des vorderen



Fig. 880. Keimscheibe des Hühnchens mit langem Kopffortsatz, noch ohne Urwirbel. Vor dem Primitivstreifen die Chordaanlage und Medullarfalten. Vergr. 28:1.

Kopffortsatzendes nach vorn ausgebreitet. Hier zieht sein vorderer Rand quer oder in konkaver Bogenlinie durch die A. pellucida zum Keimwall und begrenzt dabei das vor ihm gelegene schmale, mesoblastfreie Feld dieses Fruchthofes, das in der Figur hell erscheint. Es bildet nun die Mesoblast- oder Gefäßzone der A. opaca, die sich in der Zeichnung deutlich durch ihren rötlicheren Farbenton gegen den übrigen dunklen Fruchthof absetzt, ein langgestrecktes Hufeisen mit nach vorn sich zuspitzenden sichelförmigen Schenkeln.

Durch die hinteren drei Viertel dieses Feldes erstreckt sich jetzt das Netz der Gefäßanlagen, das nunmehr schärfer hervortritt als in Fig. 873. In seinem kaudalen Abschnitt zeigt das schwach gefärbte Netz von Strecke zu Strecke intensiver rote Flecke, die Blutinseln, die im Flächenbild des vorigen Stadiums noch nicht deutlich unterscheidbar waren. Nach vorn zu blassen diese dunklen Knötchen allmählich ab, die Züge des Netzes werden zugleich dünner und lösen sich schließlich in getrennte Fleckchen und Streifen auf, die im vorderen Drittel des Gefäßhofes sich unmerklich verlieren.

Wie nach vorn zu, so verfeinert sich der Komplex der Gefäßanlagen zugleich in der Richtung gegen den Innenrand der A. opaca hin.

Querschnitte durch Keimscheiben des Stadiums klären diese Veränderungen des Flächenbildes auf. Sie zeigen für den kaudalen Abschnitt der A. vasculosa, daß die früher daselbst vorhandenen mesodermalen Platten eine erhebliche Zellenvermehrung erfahren haben.

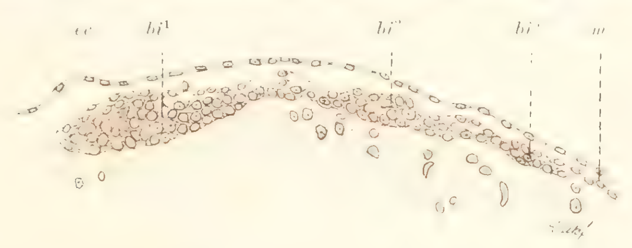


Fig. 881. Periphere Hälfte eines Querschnittes durch die Gefäßzone der A. opaca der Keimscheibe der Fig. 880. Aeußerer Rand der Gefäßzone links. Der Schnitt geht durch die kaudalen Blutinseln hinter dem Primitivstreifen. *ec* Ektoblast. *bi* junge Blutanlagen. *m* Mesoblast. Vergr. 210:1.

Die schwachen Verdickungen, welche in einem Teil dieser Gefäßanlagen schon damals zu erkennen waren (Fig. 875 *bi*), haben an Zahl und Mächtigkeit zugenommen. In Fig. 881 ist eine Platte mit 3 solchen Anschwellungen dargestellt. Die links gelegene Verdickung (bi^1), welche dem Rande des Gefäßhofes entspricht, ist eine der stärksten dieses Stadiums. Sie besitzt 4—5 Zellenschichten und zeigt schon bikonvexe Gestalt. Nach rechts, also gegen das Innere des Gefäßhofes zu, folgen in abnehmender Stärke noch zwei weitere solche Anlagen, deren innerste (bi^3) in den unveränderten ein- bis zweireihigen Mesoblast (*m*) übergeht. Diese Anschwellungen entsprechen den dunklen Flecken des Gefäßnetzes im Flächenbild. Die beiden stärkeren, links gelegenen kann man jetzt unbedenklich als „Blutinseln", d. h. Anlagen bluthaltiger Gefäße ansprechen. Aber auch die dritte, schwächere wird sich, wie aus ihrer Lage zu entnehmen ist, durch weitere Zellvermehrung voraussichtlich in eine Blutinsel umwandeln. Die 3 Verdickungen sind unter sich durch dünnere Zellenstränge verbunden, die offenbar Reste der ursprünglichen Platte vorstellen. Solche zellenärmere Züge rufen die schwächer gefärbten Theile des Gefäßnetzes im Flächenbild hervor. Sie wandeln sich später teilweise in Verbindungsgefäße der Blutinseln um. In der hinteren Hälfte der Gefäßzone werden sie jedoch meist in die mächtig heranwachsenden Inseln noch einbezogen, welch letztere dann in unmittelbaren Kontakt miteinander kommen (s. u. Fig. 892).

In der Richtung nach vorn (Fig. 882) nehmen die Gefäßan-

lagen der A. opaca, wie sich schon aus ihrer schwächeren Färbung im Flächenbilde erwarten läßt, an Dicke allmählich ab. Sie gehen hier im Randabschnitt der Gefäßzone, wo sie noch am zellenreichsten sind, in die für das vorige Stadium beschriebenen Jugendformen ein- bis zweireihiger Platten über, wie Fig. 883 und 884, Querschnitte durch den peripheren Teil der A. vasculosa seitlich vom Hinterende des Kopffortsatzes zeigen.

Ebenso wie nach vorn, so sind auch nach innen von den ursprünglichen Inselanlagen neue Gefäßzellenzüge aufgetreten. Sie sind im allgemeinen um so jünger und dünner, je weiter innen sie erscheinen. Im vorliegenden Stadium erstrecken sie sich vereinzelt schon bis zur inneren Grenze des Keimwalls, was aber wegen ihrer feinen Beschaffenheit im Flächenbild der Fig. 880 nicht zum Ausdruck kommt. Infolge ihrer geringen Breitenausdehnung stellen sie keine eigentlichen Platten, sondern schmälere Stränge, im einfachsten Fall einreihige Zellenketten dar. In Fig. 882 ist eine dieser inneren Anlagen aus der Breite des hinteren Primitivstreifenendes, wo sie noch am stärksten sind, wiedergegeben.

Die schwachen vordersten und innersten Zellenzüge bilden, wie wir sehen werden, vorwiegend blutleere Röhren.

Die Flächenbilder der Fig. 885 mit 6, und der Fig. 886 mit 13—14 Urwirbeln zeigen, wie die Mesoblast- oder Gefäßzone

Fig. 882.

Fig. 883.

Fig. 884.

Fig. 882. Querschnitt durch die ganze Breite der Gefäßzone der A. opaca etwas vor dem Schnitt der Fig. 881 (entsprechend dem hinteren Ende der Primitivrinne). Außenrand der Zone links. *m* Mesoblast. *bi* Blut- resp. Gefäßanlagen. Vergr. 210:1

Fig. 883 u. 884 wie Fig. 881. Fig. 883 Querschnitt neben dem Hinterende des Kopffortsatzes, Außenrand der Gefäßzone links; Fig. 884 noch weiter vorn, etwas hinter der Mitte des Kopffortsatzes, Außenrand der Gefäßzone rechts. Bezeichn. wie in Fig. 881 u. 882.

der Area opaca sich verbreitert und zugleich weiter nach vorn sich ausdehnt, wobei sie mit ihren zugespitzten Hörnern, dem Vorderrand der A. pellucida folgend, das Kopfende des Embryo langsam umwächst. Die in ihr gelegenen Gefäßanlagen breiten sich ebenfalls in beiden Richtungen aus. Sie erfüllen schon im Stadium der Fig. 885 die Mesoblastzone des Keimwalls längst bis zu deren Innenrand und sind an dem schmalen, hinteren und besonders dem vorderen Abschnitt



Fig. 885. Blastoderm eines Hühnchens mit 6 Paar Urwirbeln. Vergr. 24:1.

der Area schon über diesen hinaus in den hellen Fruchthof vorgedrungen. Nach vorn reichen sie bis fast in die äußersten Spitzen der Mesoblasthörner. Gleichzeitig hat das gesamte Netz erheblich an Stärke gewonnen, bei einem Teil der Keimscheiben in noch viel höherem Maße als an der abgebildeten. Es gilt dies ganz besonders von den zuerst entstandenen kaudalen Blutinseln, die so voluminös werden (Fig. 886), daß sie unter Einverleibung der dünneren Verbindungszüge vielfach miteinander konfluieren (Fig. 890 u. 892) und auch die gefäßfreien Maschenräume des Blastoderms verdrängen. Ihrer intensiven Färbbarkeit entsprechend zeigen sie auf Querschnitten jetzt eine starke Tiefenausdehnung bis zu 9 Zellenreihen im Stadium der

Fig. 885 und 12 und mehr in dem der Fig. 886 (vergl. die Schnitte der Fig. 890 u. 892).

Nach vorn und nach innen reihen sich die später entstandenen Züge des Netzes in allmählicher Abstufung an, von den dicken Blutinseln herab bis zu den einreihigen Zellenketten. Dort wo die letzteren am feinsten sind, am Innenrand des vorderen Gefäßzonenabschnittes von Fig. 885, werden sie schon durch langausgezogene, dünne Elemente, Spätformen von Gefäßzellen der Area vasculosa, gebildet



Fig. 886. Blastoderm eines Hühnchens mit 14 Paar Urwirbeln. Vergr. 14:1.

Man sieht, daß die eigentümliche Massenverteilung des Gefäßmaterials in der A. opaca, die zunächst durch das ungleichzeitige Auftreten desselben bedingt erschien, sich mit seiner weiteren Vermehrung durchaus nicht ausgeglichen hat (Fig. 880, 885 u. 886). Der Stärkenunterschied der soliden Gefäßanlagen auf den einzelnen Abschnitten des Keimwalls erhält sich vielmehr in seiner vollen Schärfe bis zum Schluß, d. h. bis zum Hohlwerden des Netzes, wie Fig. 886, ein Stadium mit bereits weit gediehener Höhlung desselben, lehrt. Und er wird auch nie ganz verwischt durch die große Variabilität, welche die Massenentwickelung der Blutinseln beim Hühnchen zeigt. Man

darf daher in der Area vasculosa des dunklen Fruchthofes nach der Stärke der soliden Gefäßanlagen zwei Zonen, eine Außen- und eine Innenzone, unterscheiden, Abschnitte, die auch in Bezug auf die Beschaffenheit des Keimwalls insofern verschieden sind, als dieser in der Innenzone niedriger wird und frühzeitiger den Bau eines einschichtigen Cylinderepithels erreicht (z. B. Fig. 891). Die kraniokaudal aufeinander folgenden Teile der Gefäßzone müssen bei einer solchen Einteilung dahin gekennzeichnet werden, daß im vorderen Abschnitt der Charakter der Innenzone bedeutend, im hinteren dagegen derjenige der Außenzone mehr oder weniger überwiegt, während in der Mitte, wo die Area vasculosa am breitesten ist, der Gegensatz zwischen den zwei Zonen am deutlichsten zum Ausdruck kommt.

Weil nun die kräftigeren Anlagen zu bluthaltigen, die schwächeren zu blutleeren und blutarmen Endothelröhren werden, so könnte man die Außenzone auch als Hof der bluthaltigen Gefäße oder Bluthof[1]) bezeichnen. Von diesem wäre dann zu sagen, daß er in einer von hinten nach vorn abnehmenden Stärke den Randabschnitt der Gefäßzone bildet. Ihm wäre die Innenzone zusammen mit der A. pellucida als Hof der blutleeren bez. blutarmen Gefäße gegenüberzustellen, ein Feld, das umgekehrt hinten am schmälsten und vorn in der Herzgegend am breitesten ist. So zeigt sich beim Vogel, wenn man von dem Verhältnis zum Keimwall abstrahiert, dieselbe topographische Anordnung der Blutanlagen wie beim Reptil. Wie sich der Bluthof der Sauropsiden zu dem der Selachier verhält, wurde oben bei den Reptilien dargelegt.

β) Beziehungen der Gefäßanlagen zu den Keimblättern.

Die Beziehungen der Gefäßanlagen zu den Keimblättern wurden bisher nur für unsere jüngsten Stadien berücksichtigt. Wir holen nun das Versäumte für die inzwischen beschriebenen älteren Entwickelungsstufen nach und behandeln getrennt zuerst die Weiterentwickelung der schon vorhandenen kaudalen und dann die Neubildung der übrigen Gefäßanlagen.

Während die hinteren Gefäßzellenplatten zur Zeit ihrer Entstehung (Fig. 875) keine Mesoblastlage über sich besitzen, sondern da, wo sie liegen, für sich allein, das mittlere Keimblatt repräsentieren, erscheint später an ihrer oberen Fläche eine eigene Mesoblastschicht, welche die durch die Gefäßanlagen unterbrochene Kontinuität des Blattes wiederherstellt behufs Bildung einer zusammenhängenden Leibeshöhle in der ganzen A. vasculosa. Im Stadium der Fig. 880 stellt diese Mesoblastlage einen dünnen, noch vielfach unterbrochenen Belag von lose vereinigten Zellen dar, welche sich durch ihre flachen Formen von den Bestandteilen der Insel unterscheiden (Fig. 881).

Für die Abstammung dieser Schicht kommen zwei Möglichkeiten in Betracht. Entweder entsteht sie dadurch, daß der an die Gefäßanlagen seitlich angrenzende Mesoblast sich über diese hinwegschiebt, oder sie bilden sich in loco durch Abspaltung aus der oberflächlichen Lage der Blutinseln selbst. Meine Beobachtungen lassen keinen Zweifel, daß die Deckung der Blutinseln im wesentlichen durch den letzteren Modus

1) Remak (1850—1855) hat den Namen Bluthof für den ganzen auf dem Keimwall befindlichen Abschnitt der A. vasculosa angewandt, was für den hinteren Teil der Area vollkommen zutrifft.

geschieht. Man kann die Abspaltung des Mesoblastüberzuges von der oberen Fläche der Blutinseln schrittweise an den Präparaten auf das deutlichste verfolgen (Fig. 881 u. 882). Einen weiteren Beweis für diesen Vorgang liefert folgende Beobachtung. Es finden sich beim Huhn einzelne versprengte, d. h. außerhalb der zusammenhängenden Mesoblastzone entstehende Blutinseln, namentlich kaudal, wenn auch in viel geringerer Zahl als bei den Lacertiliern. Ueber solchen Inseln kommen nun eigene Mesoblastdecken zum Vorschein wie über den anderen, was nur durch Delamination erklärt werden kann. Daß übrigens die zwischen den Gefäßanlagen erhalten gebliebenen Teile des unveränderten Mesoblast, wenn sie sich ausbreiten, zur Deckung der ersteren mit beitragen können, soll deshalb nicht in Abrede gestellt werden.

Die ursprüngliche Verbindung der kaudalen Inseln mit dem Keimwall hat sich jetzt großenteils gelöst. Wenn ein Nachschub von Entoblastzellen an dieselben noch statthat, so kommen für diesen nur vereinzelte Elemente mehr in Betracht.

Wenden wir uns nun den übrigen Gefäßanlagen zu. Eine Neubildung von solchen ist erstens nach innen und zweitens nach vorn von den ursprünglichen Zellenplatten der Fig. 875 erfolgt.

Betrachten wir zunächst die erstere. Da der Mesoblast vom Primitivstreifen aus in centrifugaler, seine Gefäßanlagen aber in centripetaler Richtung sich entwickeln, so werden die letzteren, je näher dem Embryo sie entstehen, in um so älteren Mesoblastabschnitten erscheinen. Es rückt somit die nach innen fortschreitende Gefäßbildung in einen freien, vom Entoblast längst abgetrennten Mesoblast vor und verliert damit selbst, je näher sie dem Primitivstreifen kommt, um so mehr ihre Beziehungen zum Entoblast. Es entstehen daher die innersten Gefäßanlagen rein mesodermal.

Am augenfälligsten kommt dies bei jenen zuletzt auftretenden kaudalen Anlagen zum Vorschein, welche sich in die A. pellucida hinein entwickeln. Sie entstehen, wie Fig. 890 (No. 6—9) und Fig. 893 (No. 10—14) zeigen, durch Verdichtungen in der tiefen Lage des hier mehrschichtigen Mesoblast. Gegenüber den Blutinseln der A. opaca ist also hier zunächst der an sich unwesentliche Unterschied zu konstatieren, daß sie bei ihrem Erscheinen das mittlere Blatt nicht in seiner ganzen Dicke durchsetzen, es nicht unterbrechen und infolgedessen auch später keinen Mesoblast an ihrer Oberfläche abzuscheiden brauchen. Man kann im Gegenteil sagen, daß sie ihrerseits vom Mesoblast abgespalten werden. Es beruht dies einfach auf der viel stärkeren Schichtung, welche das mittlere Blatt nahe an seiner Ursprungsquelle, dem Primitivstreifen, besitzt und welche durch die fortdauernde Zellenzufuhr noch stetig zunimmt. Infolge seines langen Bestandes hat dieser älteste Mesoblastabschnitt offenbar das Material für die späteren Cölomwände von dem für die Gefäßanlagen bestimmten in sich räumlich bereits geschieden, bevor die zweierlei Bestandteile sich histologisch differenzieren, d. h. für uns unterscheidbar werden. Tritt diese Differenzierung in dem jugendlich mesenchymatös gebliebenen Mesoblast endlich ein, so erscheinen die Gefäßanlagen gleich von vornherein in ihrer endgiltigen tiefen Lage.

Viel bemerkenswerter dagegen ist der andere Differenzpunkt: die Unabhängigkeit der inneren Gefäßanlagen vom Entoblast. Wollen wir demgegenüber auf eine einheitliche Auffassung der Blutentstehung

nicht verzichten, so müssen wir die Annahme machen, daß auch hier das blutbildende Material sich in gleicher Weise von dotterhaltigem Entoblast delaminiert hat wie das periphere, nur mit dem an sich nebensächlichen Unterschied, daß es zu jener Zeit histologisch als solches noch nicht kenntlich war. Für den innersten Abschnitt der A. opaca hätte eine solche Annahme keine Schwierigkeit, denn hier ruht ja der auswachsende Primitivstreifenmesoblast thatsächlich auf dotterhaltigem Entoblast. Vielleicht gelingt es, durch Untersuchung einer Entwickelungsstufe, die etwas jünger ist als die von Fig. 876, für diesen Mesoblastabschnitt (*m* in Fig. 876) die gleiche Delamination aufzuweisen wie für den weiter peripher gelegenen (*m'*). Aber auch das angrenzende Mesoblaststück des Kaudalteils der A. pellucida hat in noch früherer Zeit beim Huhn dotterhaltigen Entoblast zur Unterlage gehabt, denn es reicht der junge, in Bildung begriffene Primitivstreifen mit seinem flügelförmig verbreiterten Hinterende bis in die A. opaca hinein. Dies verdient deshalb besonders bemerkt zu werden, weil die in Rede stehenden Gefäßanlagen des kaudalen Abschnittes der A. pellucida zum Teil Blut, wenn auch in geringer Menge, entwickeln (z. B. No. 10 in Fig. 892). Wie sich in dieser Beziehung jene Objekte verhalten, deren Primitivstreifen weit im Innern der A. pellucida auftreten soll (Sperling und Star nach Schauinsland 1903), wäre noch festzustellen.

Durchmustern wir nun die A. opaca in der Richtung nach vorn, so stellen sich bei dem Embryo der Fig. 880 nach und nach die für unser frühestes Stadium beschriebenen Jugendzustände der Gefäßanlagen ein, nämlich kleine Blutinseln oder Zellenplatten, zum Teil schon vom Entoblast abgelöst (*bi*[1] in Fig. 883, *bi*[2] in Fig. 884), zum andern Teil noch in Delamination von ihm begriffen (*bi*[2] in Fig. 883 und *bi*[1] in Fig. 884). Weit vorn in den Hörnern des Mesoblasthofes begegnet man den jüngsten Zellenplatten, die dem Keimwall noch breit anhaften und sich in ihm verlieren (Fig. 887 *bi*). Und wiederum vor dieser Stelle, am vorderen Rand des Gefäßhofes, stellen sich endlich Bilder ein, welche die Delamination des dünnen Mesoblastblattes selbst demonstrieren, so wie sie oben für den kaudalen Keimwallabschnitt beschrieben und abgebildet (Fig. 876) wurde, nur mit dem unwesentlichen Unterschied, daß der Vorgang entsprechend dem langsamen Vorrücken des Mesoblastrandes sich immer nur auf einigen wenigen vordersten Schnitten und unter Beteiligung einer geringen Zahl von Zellen abspielt.

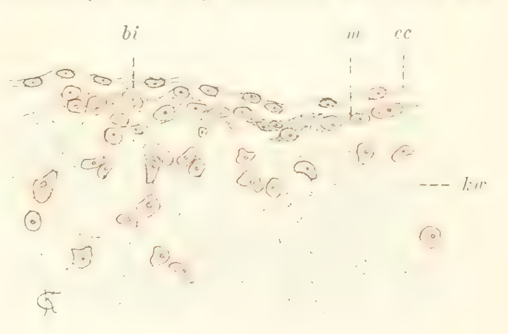


Fig. 887. Peripherer Teil eines Querschnittes durch die Gefäßzone der Keimscheibe der Fig. 880. Rand der Gefäßzone links. Der Schnitt geht durch den vordersten Teil der Gefäßzone in der Breite des vorderen Kopffortsatzendes. *ec* Ektoblast. *m* Mesoblast. *bi* randständige Gefäßzellenplatte in Bildung begriffen. *kw* Keimwall. Vergr. 390:1.

Die Delamination des vorwachsenden Mesoblasthofrandes vom Keimwall ist noch im Stadium von 10 Urwirbeln nachweisbar, später wird

sie schwerer festzustellen, weil alsdann schon die eben auftretenden vordersten Mesoblastzellen stark abgeflacht und dotterarm sind und daher nicht wie Keimwallprodukte aussehen. Es weist dann nur mehr der größere Kernreichtum des Keimwalles an der Stelle der bevorstehenden und vor sich gehenden Delamination auf das Fortbestehen des Vorganges hin.

Auch die Neubildung von Gefäßanlagen am vorderen Ende der A. vasculosa ist in späterer Zeit wegen der zunehmenden Zellenarmut dieser Bildungen nicht leicht zu verfolgen, doch ließ sich im Stadium von 10 Urwirbeln sogar eine geringe Blutbildung daselbst beobachten, jedoch in einer von der bisher beschriebenen etwas abweichenden Form: In Spalträume, die zwischen dem Keimwall und dem von ihm sich abhebenden Mesoblast entstehen, gelangen einige spärliche Zellen von rundlicher Form, die sich von den übrigen Blutzellen des Stadiums nur durch ihren ein wenig größeren und, wie es scheint, etwas dotterhaltigeren Zellenleib unterscheiden. Sie sprossen direkt aus dem Keimwall, wo man sie in kleinen Gruppen auftreten sieht, in den zukünftigen Gefäßraum vor, der um diese Zeit noch keine oder nur eine unvollständige Endothelauskleidung besitzt.

Das wäre ein Beispiel für eine rein entodermale Blutentstehung beim Huhn, die wegen der geringen Zahl der gebildeten Zellen praktisch zwar keine Rolle spielt, aber theoretisch von Interesse ist, weil sie lehrt, daß der Keimwall die Potenz der Blutbildung besitzt. Der Vorgang erinnert an die Gefäßbildung in der gleichen Keimscheibenregion vom Gecko, unterscheidet sich aber von dieser, sowie von der übrigen frühembryonalen Blutentstehung darin, daß die Erythroblasten direkt, ohne die Zwischenstufen solider Gefäßanlagen zu durchlaufen, vom Entoblast in den in Bildung begriffenen Gefäßraum sich ablösen.

Sehen wir von dem zuletzt beschriebenen Fall ab, so geht aus unserer Darstellung hervor, daß die Mesoblast- und Gefäßbildung sich in der A. opaca im wesentlichen in der gleichen Weise nach vorn ausbreitet, wie sie hinten zuerst aufgetreten ist.

Indessen stellt die auf dem Keimwall von vorn nach hinten vor sich gehende Cölombildung einen beachtenswerten Faktor dar, welcher die Gefäßentwickelung beim Huhn beeinflußt, und zwar in dem gleichen Sinne, wie bei Reptilien. Die hinteren Gefäßanlagen des Huhnes weisen infolge desselben ein anderes Verhalten zum Mesoblast auf als die vorderen. Der Unterschied macht sich schon im Stadium der Fig. 880 bemerkbar, obwohl zu dieser Zeit noch nirgends Leibeshöhlenräume auf dem Keimwall aufgetreten sind: während hinten die Mesoblastdecke von den Blutinseln sich nur langsam ablöst (Fig. 881 u. 882), ist sie über den später entstandenen vorderen Gefäßanlagen schon weiter entwickelt (Fig. 883 u. 884) und stellenweise (über bi^1 in Fig. 883) schon zu einem zusammenhängenden Blatt geschlossen. Und selbst die soeben erst entstandenen Gefäßanlagen der Mesoblasthofhörner (Fig. 887) zeigen schon flache, für die Cölomwand bestimmte Zellen an ihrer Oberfläche (im Gegensatz zu Fig. 875). Wenn später in der vorderen Hälfte der A. vasculosa das Cölom, vorerst in Form getrennter Lücken, erschienen ist, wird der Gegensatz eher noch auffälliger: hinten (Fig. 890) haben die Gefäßanlagen ihr Verhalten zum Mesoblast nur wenig verändert, vorn aber (Fig. 891)

liegen sie schon vielfach unter den fertig gebildeten Epithelblättern der Leibeshöhlenräume, entweder noch mit dem Visceralblatt derselben verbunden (bi^2 u. bi^3 in Fig. 891), oder schon von demselben geschieden, d. h. frei zwischen ihm und dem Entoblast, womit sie ihre definitive Lage zu den Keimblättern erlangt haben (bi^1 und *lg* in Fig. 891). Besonders die zellenarmen, inneren Gefäßanlagen trennen sich rasch von ihrem Mesoblastüberzug vollständig ab. Wer die vorausgegangenen Stadien nicht verfolgt hat, könnte jetzt in den Irrtum verfallen, daß die Gefäßanlagen im ersteren Fall durch Wucherung der Leibeshöhlenwand und im letzteren Fall durch freies Auswachsen von weiter peripher gelegenen Blutinseln entstehen.

Da die Cölomräume, wie wir sehen werden, im allgemeinen nicht über, sondern zwischen den Gefäßanlagen zuerst erscheinen, so finden sich in der vorderen Hälfte der Gefäßzone auch jetzt noch viele Stellen, an welchen die Blutinseln von ungespaltenem Mesoblast gedeckt werden (z. B. die Mitte bi^3 in Fig. 891).

Fassen wir das Gesagte zusammen, so hat sich ergeben, daß die soliden Anlagen der Dottergefäße des Huhnes ein verschiedenes Verhalten zum mittleren Keimblatt darbieten, je nachdem sie hinten oder vorn, außen oder innen in der A. vasculosa auftreten. Diese Differenzen lassen sich aber alle leicht verständlich machen, wenn man von dem allerersten Entwickelungszustand derselben ausgeht und zugleich das jeweilige Verhalten des in ihrem Bereich befindlichen Mesoblast mitberücksichtigt: Die Gefäßanlagen der A. opaca bilden sich, sie mögen hinten oder vorn auftreten, als Verdichtungen und Verdickungen eines vom Keimwall sich delaminierenden Primitivstreifenmesoblast. Sie scheiden dann an ihrer Oberfläche eine Mesoblastdecke ab, wodurch die unterbrochene Kontinuität des Blattes wiederhergestellt und sie selbst aus demselben ausgeschaltet werden. Die vorderen Anlagen unterscheiden sich von den hinteren genetisch darin, daß der Mesoblast sich von ihnen frühzeitiger differenziert und abtrennt, weil er vorn viel rascher der Cölombildung zustrebt. Die zu innerst in der A. opaca befindlichen Anlagen differieren von den übrigen, weiter peripher gelegenen, darin, daß sie infolge ihres späteren Auftretens in einem Mesoblast sich bilden, der seine Verbindung mit dem Keimwall bereits gelöst hat. Sie erscheinen daher als rein mesodermale Bildungen.

Aber die hier vertretene Entstehungsweise der ersten Gefäßanlagen erklärt noch einen anderen Wechsel von Bildern, welcher der Deutung große Schwierigkeiten bietet und auf den Beschauer um so mehr verwirrend wirken muß, weil er nicht nur zwischen verschiedenen Regionen der Gefäßzone, sondern an der nämlichen Stelle derselben sich geltend machen kann. Wenn man eine jugendliche A. vasculosa des Huhnes an einer Schnittserie durchmustert, so sieht man meist die Gefäßanlagen so innig mit dem Mesoblast verbunden, daß man an ihrer Zugehörigkeit zu diesem Blatt nicht zweifelt. Kaum glaubt man sich aber von ihrer mesodermalen Herkunft überzeugt zu haben, so trifft man auf ein Bild, welches ihre Abtrennung vom Entoblast ebenso klar zu demonstrieren scheint. Und verfolgt man einen Gefäßzellenzug in der Schnittserie sorgfältig über seine ganze Ausdehnung, so begegnet es einem auch wohl, daß man das eine Ende desselben in den Keimwall, das andere in das Mesoblast hinein sich verlieren

sieht. Solche Zusammenhänge mit dem Entoblast sind namentlich an ganz jungen Gefäßzellengruppen zu finden (Fig. 882 *bi*[1], Fig. 883 *bi*[2]). Daß sie aber auch an schon vorgerückteren Entwickelungsstufen vorkommen, soll an dem Beispiel der Fig. 888 erläutert werden. Diese zeigt eine frei zwischen den angrenzenden Keimblättern gelegene Gefäßzellenkette, die an ihrem rechten Ende mit zwei Zellen in den Keimwall hinein sich verfolgen läßt. Es kann diese Anordnung nicht wohl anders gedeutet werden, als daß die letzten Zellen der Kette gerade im Begriff sind, aus dem Keimwall auszutreten oder aus ihm herausgezogen zu werden.

Solche widerspruchsvollen Beobachtungen scheinen einer einheitlichen Auffassung zu spotten. Nur eins machen sie vollkommen verständlich, nämlich die Thatsache, daß über die Abstammung des Blutes und der Gefäße in der Litteratur so diametral entgegengesetzte Anschauungen herrschen. Ich selbst habe jenen Befunden lange ratlos und schwankend gegenüber gestanden, bis ich zuerst beim Gecko und dann auch beim Huhn die allerjüngsten Gefäßzellengruppen vom übrigen Mesoblast unterscheiden gelernt hatte. Es ließ sich nun leicht konstatieren, daß diese frühesten Anlagen beim Huhn in Zusammenhang mit dem übrigen Mesoblast, als Bestandteile desselben, sich vom Keimwall delaminieren, und damit war der Schlüssel für die Deutung der heterogenen Bilder gegeben: D i e j e n i g e n G e f ä ß a n l a g e n, w e l c h e m i t d e m M e s o - s o w o h l w i e m i t d e m E n t o b l a s t i n V e r b i n d u n g g e t r o f f e n w e r d e n, h a b e n i h r u r s p r ü n g l i c h e s V e r h ä l t n i s z u d i e s e n b e i d e n B l ä t t e r n n o c h e r h a l t e n; d i e j e n i g e n, w e l c h e n u r m i t d e m M e s o b l a s t z u s a m m e n h ä n g e n, h a b e n s i c h a l l e i n v o m K e i m w a l l a b g e l ö s t; u n d d i e j e n i g e n e n d l i c h, w e l c h e n u r m i t d e m K e i m w a l l v e r b u n d e n s i n d, h a b e n s i c h n i c h t v o m E n t o b l a s t, w i e d a s g e w ö h n l i c h g e s c h i e h t, s o n d e r n z u e r s t v o m M e s o b l a s t a b g e t r e n n t.

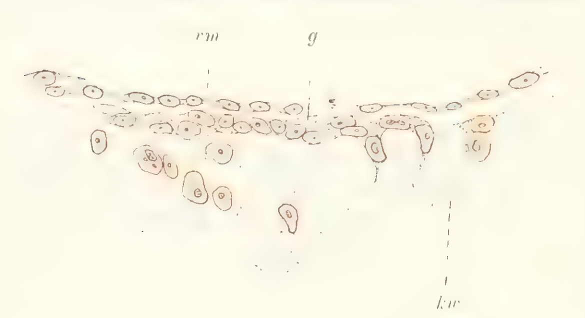


Fig. 888. Teil eines Querschnittes durch die A. vasculosa eines Hühnchenembryo mit 6 Urwirbeln. *vm* Visceralblatt des Mesoblast. *g* Gefäßzellenplatte. *kw* Keimwall. Vergr. 390:1.

Die dargelegte Auffassung von der Entstehung der Gefäße der Area opaca des Hühnchens in einem vom Keimwall sich delaminierenden Mesoblast vermag zwar die sehr verschiedenartigen Beziehungen, welche diese Anlagen zu den Keimblättern zeigen, einheitlich zu erklären, aber über die l e t z t e Q u e l l e des Gefäß- und Blutmaterials kann sie keine endgültige Entscheidung fällen. Dies muß ausdrücklich hier ausgesprochen werden. Der Grund dafür liegt in der Unmöglichkeit, in dem sich delaminierenden Mesoblast die einzelnen aus dem Primitivstreifen (Urmund) stammenden Zellen von den Keimwallelementen sicher zu unterscheiden. Und selbst wenn dies nach der histologischen Beschaffenheit der Zellen (Dottergehalt u. a.) durchführ-

bar wäre, ließe sich doch die Möglichkeit nicht strikte ausschließen, daß das vom Keimwall sich ablösende Material in letzter Instanz vom Primitivstreifen stammt und nur vorübergehend behufs Dotteraufnahme in jenen Entoblastabschnitt eingedrungen ist. Wir sind daher, wie in allen jenen Fällen, in welchen embryonale Zellverschiebungen und Wanderungen in Frage stehen, auf das Experiment mit angewiesen.

Bevor wir indessen den Gegenstand von dieser Seite in Angriff nehmen, soll die oben (p. 1208) versuchte morphologische Ableitung der Blutanlagen des Huhnes von denjenigen der übrigen Wirbeltiere für die zuletzt beschriebenen späteren Entwickelungsstadien noch durchgeführt werden. Wir gehen hierbei von dem oben erläuterten Schema der Fig. 879 aus, welches demonstriert, daß die ersten Blutinseln des Huhnes in einem dem ventralen Mesoblast der Anamnier und Reptilien entsprechenden, vom hinteren Primitivstreifenende ausgehenden Abschnitt des mittleren Keimblattes auftreten. Es ist dies ein Urmundmesoblast, der gerade so wie bei den Anamniern in Verbindung mit dem unter ihm liegenden dotterhaltigen Entoblast steht und sich von diesem alsdann abtrennt. Die weitere Entwickelung hat nun gezeigt, daß diese Anlagen auf dem Keimwall in der Richtung nach vorn sich ausbreiten und zwar unter den gleichen Erscheinungen der Mesoblastdelamination, welche beim Huhn für dieses Zellenlager von Anfang an zu beobachten war. Diese Ausbreitung in kranialer Richtung, die im beistehenden Schema der Fig. 889 ausgedrückt ist, entspricht durchaus dem, was nach dem Verhalten des Amphibienblutstranges von den Sauropsiden erwartet werden mußte, wie schon p. 1196 bei den Reptilien auseinandergesetzt worden ist.

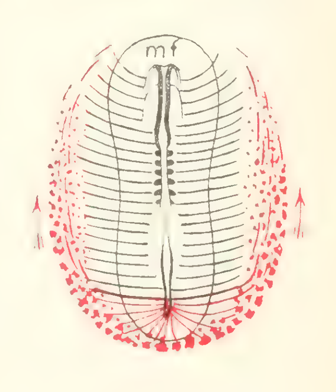


Fig. 889. Schema der Ausbreitung der Blutanlagen im Stadium der Fig. 885. Die Blutinseln rot. Die beiden Pfeile deuten die Richtung ihrer Ausbreitung an. Der Mesoblast ist im Bereich der Blutinseln rot angegeben, weil er sich von der Oberfläche derselben abspaltet. *mf* mesoblastfreie Zone.

Ich habe vor 3 Jahren in einer vorläufigen Mitteilung (Rückert 1903) die Ansicht vertreten, daß im Kaudalteil des Primitivstreifens die Ursprungsstätte für den größten Teil oder eventuell sogar für die Gesamtheit der Blutanlagen der Area opaca zu suchen sei und habe gleichzeitig darauf hingewiesen, daß eine experimentelle Prüfung dieser Frage, zu welcher schon einige Versuche von Kopsch (1889, 1902) den Anfang gemacht hatten, erwünscht sei. Eine solche Arbeit war damals schon von Herrn Dr. Hahn, Prosektor an der Münchener anatomischen Anstalt, in Angriff genommen worden. Sie ist jetzt nach Ueberwindung erheblicher Schwierigkeiten zum Abschluß gelangt und hat das Resultat ergeben, daß durch Ausschaltung eines hinteren Abschnittes des Primitivstreifens in jungen Keimscheiben das Auftreten von Blutanlagen auf der gleichen Seite fast vollständig verhindert werden kann. Kurz zusammengefaßt sind die Befunde Hahn's folgende:

Nach Zerstörung der seitlichen Verbreiterung des kaudalen Primitivstreifenendes in Keimscheiben von 12 Stunden Bebrütungsdauer kommt auf dem Keimwall derselben Seite gleichwohl das mittlere Keimblatt zur Erscheinung und zwar in genau der gleichen Ausdehnung, welche der Keimwall daselbst besitzt. Auch blutleere Endothelröhren gelangen in diesem Bereich zur Ausbildung, wenn auch spärlicher als auf der nicht operierten Seite. Es bildet sich also eine Mesoblast- oder Gefäßzone der Area opaca wie im normalen Ei. Jedoch ist dieselbe mit Ausnahme ihres vordersten Abschnittes, etwa ihres vorderen Viertels, je nach der Größe des durch den Eingriff gesetzten (unbeabsichtigten) Blastodermdefektes (Loches im Blastoderm) mehr oder weniger stark verschmälert. Sie kann, wenn dieser Defekt ein übermäßig großer ist, selbst ganz zum Schwund gebracht sein. Da diese Einengung der Gefäßzone durch den Blastodermdefekt mechanisch beeinflußt wird, soll sie aus der folgenden Betrachtung ausscheiden. Das wichtige Ergebnis der Versuche besteht nun darin, daß auf der operierten Seite innerhalb des erhalten gebliebenen Teiles der Gefäßzone des Keimwalles stets ein sehr beträchtlicher Ausfall der Blutanlagen auftritt, der im Maximum bis zum fast vollständigen Fehlen derselben sich steigert. Dies kann nur durch die Zerstörung des hinteren Primitivstreifenendes veranlaßt sein, woraus hervorgeht, daß die Ausbreitung des Materials des hinteren Primitivstreifenabschnittes auf dem Keimwall für die Blutbildung daselbst notwendig ist. Ob es im stande ist, das Blut für sich allein, d. h. ohne Mitwirkung des Keimwalles zu bilden, läßt sich dagegen nicht entscheiden, weil das Gegenstück zum obigen Experiment, nämlich die alleinige Ausschaltung des Keimwalles, unmöglich ist. Indessen ergab die Schnittuntersuchung Belege dafür, daß auf der operierten Seite Gefäßzellen, und in einem Falle sogar eine Blutanlage aus dem Keimwall austraten. Aber die typische Blutbildung kann der Keimwall ohne Hinzutreten von kaudalem Primitivstreifenmaterial nicht leisten, obwohl eine (aus anderer Quelle stammende) Mesoblastschicht ihn überkleidet. So wurde durch die Experimente Hahn's die oben aufgeworfene Frage, wenn auch nicht vollständig erledigt, so doch der Entscheidung einen guten Schritt näher geführt.

Litteratur. Bei keinem anderen Wirbeltier wurde der hier behandelte Gegenstand so oft untersucht als beim Vogel. So finden wir in der wichtigen Frage nach der Abstammung des ersten Blut- und Gefäßzellenmaterials bei unserem Objekt schon seit vielen Jahren die nämlichen zwei Hauptanschauungen vertreten, die heute noch bei fast allen übrigen Wirbeltieren einander unausgeglichen gegenüber stehen: die Ansicht von der mesodermalen und die von der entodermalen Gefäßentstehung.

Dieser Gegensatz macht sich schon in der verschiedenen Auffassung der peripheren Mesoblastbildung geltend. Wenn wir von einigen älteren Arbeiten absehen, die nur mehr ein historisches Interesse beanspruchen, so haben wir hier drei Gruppen von Forschern zu unterscheiden. Die einen, zu welchen Kölliker (1875, A. L. II 1879), Rauber (1877), Braun (1882), Rabl (1889), Van der Stricht (1892) u. A. gehören, leiten den extraembryonalen Mesoblast des Hühnchens vom embryonalen ab, den sie frei gegen die Peripherie in die A. pellucida u. opaca auswachsen lassen. Im Gegensatz hierzu vertreten His (1868, 1900), Disse (1879), Janošik (1881), C. K. Hoffmann (1883) und Uskow (1887) eine selbständige und lokale Entstehung des Mesoblast der A. opaca, indem sie angeben, daß er sich vom Keimwall, oder, wie wir es jetzt ausdrücken dürfen, vom Entoblast ab-

spalte. Eine Art vermittelnder Stellung nimmt in dieser Frage GASSER (1879) ein, insofern, als er beim Huhn und der Gans den Mesoblast einerseits von der A. pellucida her (wo er auch entodermal entstehen soll), in die A. opaca eindringen und ihn andererseits daselbst neues Zellenmaterial („neue Keimwallelemente") vom Keimwall aufnehmen läßt (s. hierüber unten). Auch BALFOUR und DEIGHTON (1882) vertraten bald darauf die gleiche Ansicht: der Mesoblast der A. opaca stammt nach ihnen erstens von der A. pellucida, woselbst er bereits ein Gemisch aus eingedrungenen Primitivstreifenelementen und lokal aus dem Entoblast entstandenen Zellen darstellt. Dazu kommt zweitens in der A. opaca selbst eine beträchtliche Zugabe von Keimwallzellen, die angeblich aus freien Kernen sich bilden. An GASSER schloß sich ferner sein Schüler ZUMSTEIN (1887) auf Grund von Untersuchungen an der Ente an.

Was nun die Blutgefäße selbst anlangt, so führen die meisten älteren und neueren Forscher diese auf das mittlere Keimblatt zurück. Dieses haben schon PANDER (A. L. I) und BAER (A. L. I) als den Träger der Gefäße erkannt und es deshalb als „Gefäßblatt" bezeichnet. Es folgten ihnen REMAK (A. L. I) und KÖLLIKER (A. L. II), die ersten, die eine genauere Schilderung der Gefäßentwickelung des Huhnes geben, dann AFANASSJEW (1868), KLEIN (1871), RAUBER (1877), und in neuerer Zeit ZIEGLER (1891), VAN DER STRICHT (1892), DRASCH (1894), JANOSIK (1902), KOLLMANN (A. L. II 1898).

Von den Beobachtungen, die dieser Auffassung zu Grunde liegen, sind meines Erachtens richtig die Angaben erstens, daß Primitivstreifenmesoblast in die Area vasculosa vordringt und zweitens, daß die Gefäßanlagen daselbst aus dem Mesoblast hervorgehen. Direkt unrichtig ist es dagegen, wenn ein Teil dieser Autoren die Gefäßanlagen der A. opaca aus der Splanchnopleura entstehen läßt. Es beruht dies auf einer Untersuchung zu alter Stadien, denn die Hauptmasse der Gefäßanlagen erscheint im Mesoblast, bevor dieser sich in die Cölomwände spaltet. Auch insoweit die genannten Forscher die so ersichtlichen Beziehungen des Keimwalls zur Blutbildung in Abrede stellen, wird man ihnen entschieden nicht zustimmen können. Es entspricht durchaus nicht dem tatsächlichen Befund, wenn beispielsweise VAN DER STRICHT von den Blutinseln behauptet: „ces îlots sont toujours nettement distincts du rempart vitellin sousjacent".

Die entgegengesetzte Richtung wird an erster Stelle von HIS (1868, 1875, 1877, 1882) vertreten, der dieselbe im Jahre 1868 gegenüber der bis dahin herrschenden REMAK'schen Lehre im Zusammenhang mit seiner Parablasttheorie begründet hat. Wie die letztere, so hat er auch seine Ansicht von der Abstammung des Blut- und Gefäßmaterials später modifiziert und schließlich einige Jahre vor seinem Tode in seinem „Lecithoblast und Angioblast" (1900) endgiltig festgelegt. Außer ihm traten für die entodermale Entstehung des Blutes und der Gefäße (aus dem Keimwall) der Vögel ein: USKOW (1887) in sehr eingehender Darstellung, DUVAL[1]) (1889, 1892, 1897) und VIALLETON (1891 u. 1892). In gewissem Sinne dürfen auch DISSE, GASSER und BALFOUR hier angeführt werden, insofern sie Blut und Gefäße zwar aus dem peripheren Mesoblast (BALFOUR 1873), diesen selbst aber ganz oder zum Teil aus dem Keimwall hervorgehen lassen. Man könnte sie daher als Vertreter einer indirekt entodermalen Gefäßbildung bezeichnen[2]).

In seiner letzten Arbeit (1900) läßt HIS zuerst den außerembryonalen Mesoblast und danach die Anlagen der Gefäße vom Keimwall sich abtrennen. Den letzteren Vorgang verlegt er jedoch auf eine viel zu alte Entwickelungsstufe („Stufe V", Fig. 92 l. c.), in welcher schon Cölomlücken im peripheren Mesoblast aufgetreten und die Bildung der soliden Gefäßanlagen innerhalb der A. opaca in der Hauptsache längst abgelaufen ist. So erklärt es sich auch, daß er diese „jederzeit scharf geschieden" vom Mesoblast findet. Sie haben eben ihren Zusammenhang mit dem mittleren Blatt um jene Zeit schon wieder verloren.

Gegen die Befunde von HIS ebenso wie gegen diejenigen von DISSE muß ferner vor allem der Einwand erhoben werden, daß sie das Vordringen von Primitivstreifenmesoblast in die Gefäßzone nicht anerkennen. DISSE betont ausdrücklich, daß der

1) In einer Arbeit von 1884 läßt er noch das Mesoderm und Entoderm sich an der Bildung des Blutes beteiligen.

2) ZIEGLER (1901) giebt für die Ente zwar die Möglichkeit einer entodermalen Entstehung des blutbildenden peripheren Mesoderms im Bereich des hinteren Abschnittes des Primitivstreifens zu, leitet aber aus theoretischen Gründen die Blutanlagen der Ente nicht vom Ento-, sondern vom Mesoderm ab. — Es sei hier auch bemerkt, daß schon REICHERT junge Zellen aus dem Dotter zum mittleren Keimblatt treten läßt, um Blutzellen zu liefern.

Mesoblast der A. opaca „durchaus selbständig", d. h. ausschließlich vom Keimwall aus gebildet wird. So läßt er ihn auch in Wort und Bild (l. c. Fig. 11 u. 14) gleich von Anfang ab aus „Rundzellen" zusammengesetzt auftreten. Offenbar ist ihm das erste Erscheinen des Blattes in der A. opaca entgangen. Im übrigen ist DISSE's Arbeit trotz mancher Irrthümer eine sehr sorgfältige.

Ich selbst habe vor einigen Jahren (RÜCKERT 1903) in einer vorläufigen Mitteilung die Gefäßanlagen der A. opaca des Hühnchens vom peripher auswachsenden Primitivstreifenmesoblast entstehen lassen, indem ich zugleich deren innige Verbindung mit dem Keimwall besonders hervorhob. Eine Zellenabgabe von seiten des letzteren konnte ich damals nicht behaupten. Das ist mir nun inzwischen, nachdem ich jüngere Entwickelungsstadien zur Untersuchung herangezogen habe, möglich geworden. Wenn ich jetzt die Blutanlagen von einem Mesoblast ableite, der vom Primitivstreifen aus in die A. opaca gelangt und hier unter den Erscheinungen der Delamination vom Keimwall sich verdickt und ausbreitet, so komme ich mit meiner Auffassung derjenigen von GASSER am nächsten. Indessen ist das Entwickelungsstadium, mit welchem GASSER beim Huhn und der Gans seine „neuen Keimwallelemente" einführt, merklich älter als diejenigen, auf welche ich meine Mesoblastdelamination stütze. Beim Hühnchen ist schon die Medullarrinne vorhanden und bei der Gans ein Kopffortsatz, der fast 1/3 von der Länge des Primitivstreifens mißt. Es ist das eine Altersstufe, auf die hin ich früher (1903) nicht gewagt habe, eine Abspaltung des Gefäßmaterials vom Keimwall aufzustellen. Aus Untersuchung etwas älterer Stadien erklärt es sich auch, daß GASSER sein in die A. opaca eingewachsenes Mesoderm von den „neuen Keimwallelementen" ziemlich weitgehend trennt. Er läßt die letzteren sich von unten an den Mesoblast anlagern und bezeichnet es als ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal beider, daß sich die neuen Elemente „an der Mesodermspaltung, d. h. der Cölombildung „nicht beteiligen". „Sie stellen eine ziemlich geschlossene" Lage dar, eine „Platte", deren hauptsächliche Bestimmung die Gefäßbildung ist. Demgegenüber sei darauf hingewiesen, daß sich eine solche Scheidung am Objekt nicht durchführen läßt. Es bildet, wie sich besonders scharf für die kaudalen, also die hauptsächlichen, Blutinseln beim Huhn nachweisen ließ, das Gefäß- und das Cölomwandmaterial anfänglich eine völlig e i n h e i t l i c h e Anlage, die sich erst nachträglich durch Abspaltung der Leibeshöhlenwände von den Gefäßanlagen in ihre zwei Bestandteile zerlegt. Das letztere geschieht vorn infolge von Abkürzung der Entwickelung (p. 1218) bedeutend rascher als hinten. Offenbar haben solche Zustände der Abspaltung GASSER vorgelegen. Dieselben gestatten aber selbstverständlich nicht die beiderlei Bestandteile von verschiedenen Quellen abzuleiten, um so weniger, als die meisten Blutinseln um diese Zeit schon vom Keimwall sich abgetrennt haben.

GASSER nähert sich, wie man sieht, denjenigen Forschern, die wie HIS, DISSE, USKOW u. A. einen besonderen entodermalen Gefäßkeim beim Huhn annehmen. Nur bezeichnet er ihn als Mesoblastbestandteil und läßt einen Teil dieses Materials auch dem übrigen Mesoblast zugute kommen (1884). Daß er seine gefäßbildende „Platte" in die Herzgegend des Embryo einwachsen läßt wis HIS, kann hier außer Acht bleiben. Im ganzen betrachtet, darf aber die vor 27 Jahren erschienene Arbeit als eine der genauesten und besten über diesen Gegenstand gerühmt werden. Die Beschreibung der gröberen, für die damalige Technik zugänglichen Verhältnisse, wie z. B. die Ausbreitungsweise des Cöloms und der Gefäßanlagen, ist bis ins einzelne zutreffend.

c) Die Gefäßanlagen der A. opaca werden hohl.

α) Entstehung bluthaltiger Endothelröhren (Höhlung der Blutinseln).

Die Lumenbildung an den Blutinseln beginnt bei Embryonen mit ca. 7 Urwirbeln.

Bei Embryonen mit 6 Urwirbeln (Fig. 890, 891) fand ich noch alle Blutinseln völlig solid, bei einem Embryo mit 7 Urwirbeln hatten einzelne, bei einem solchen mit 10 Urwirbeln fast alle sich zu höhlen begonnen.

Der Vorgang setzt damit ein, daß vom unteren (und auch seitlichen) Umfang einer Blutinsel eine Lage oberflächlicher abgeflachter Zellen sich als E n d o t h e l w a n d des jungen Gefäßes abhebt (Fig. 892) und zwischen ihr und dem Rest der Insel ein mit Flüssigkeit gefüllter Raum, das erste G e f ä ß l u m e n, zu stande kommt. Diese Abhebung der Endothelwand tritt bei den größeren Blutinseln ge-

wöhnlich diskontinuierlich auf, so daß am unteren Umfang eines solchen Zellenhaufens anfänglich mehrere (auf dem Schnitt zwei oder mehr) Lumina nebeneinander vorhanden sind (Fig. 892). Die anfänglich kleinen Räume weiten sich unter fortschreitender Ablösung der Wand und gleichzeitiger Dehnung derselben aus, infolgedessen die Wände je zweier Nachbarräume in Kontakt kommen und so ein Septum bilden, welches das Lumen der Blutinseln von oben nach unten durchsetzt (Fig. 893 bei No. 2, 4, 6).

Die im Innern der Gefäßanlage zurückgebliebenen centralen Zellen der Insel haben sich inzwischen abgerundet und können nun als junge Blutzellen bezeichnet werden. Sie liegen zunächst noch innig beisammen, einen dichten Haufen (Blutzellenhaufen) bildend (Fig. 893 No. 2—7), der dem Gesagten zufolge der Decke der Gefäßanlage breit anhaften muß. Nach unten senkt er sich in den Gefäßraum zugespitzt oder abgerundet ein und verhält sich dabei im Einzelfalle verschieden. Ist unter ihm nur ein einziges Lumen gebildet worden, so ragt er frei in dieses vor (No. 1 in Fig. 893), sind dagegen ihrer mehrere entstanden, so sendet er zwischen dieselben, d. h. in das sie trennende Septum, einen Zipfel nach abwärts (No. 2, 4, 6 in Fig. 893).

Diese nach unten sich ausziehenden Fortsätze des Blutzellenhaufens treten nach dem Grade der jeweiligen Lumenbildung in sehr verschiedener Stärke zu Tage. Sie können breit oder schmal (No. 4 in Fig. 893) zur unteren Wand der Gefäßanlage herabreichen und so die ursprüngliche Verbindung des Zellenhaufens bis zum Keimwall hinab aufrecht erhalten oder sie haben sich vom Boden des Gefäßes nach aufwärts zurückgezogen (No. 2 und 6 in Fig. 893), in welchem Fall das Septum nur aus einer Doppellage von Endothelzellen besteht.

Alsbald reißen dann die Septa ein, die Einzelräume konfluieren zu einem einheitlichen Gefäßlumen, und der Blutzellenhaufen haftet dann nur noch an der Decke des Gefäßes (No. 3 in Fig. 893), an der er sich unter zunehmender Ausweitung des letzteren abflacht.



Fig. 890. Querschnitt durch ein Blastoderm aus dem Stadium der Fig. 885 (6 Urwirbel) in der Breite des hinteren Primitivstreifenendes. *p* Primitivstreifen. *ec* Ektoblast. *m* Mesoblast der Area pellucida. *pm* Mesoblast der A. opaca, von der Oberfläche der Blutinseln abgespalten (= Parietalblatt des Cöloms). *en* Entoblast der A. pellucida. *kw* Keimwall. *1—4* Gefäßanlagen der A. opaca, *5—9* der A. pellucida. Vergr. 184:1.

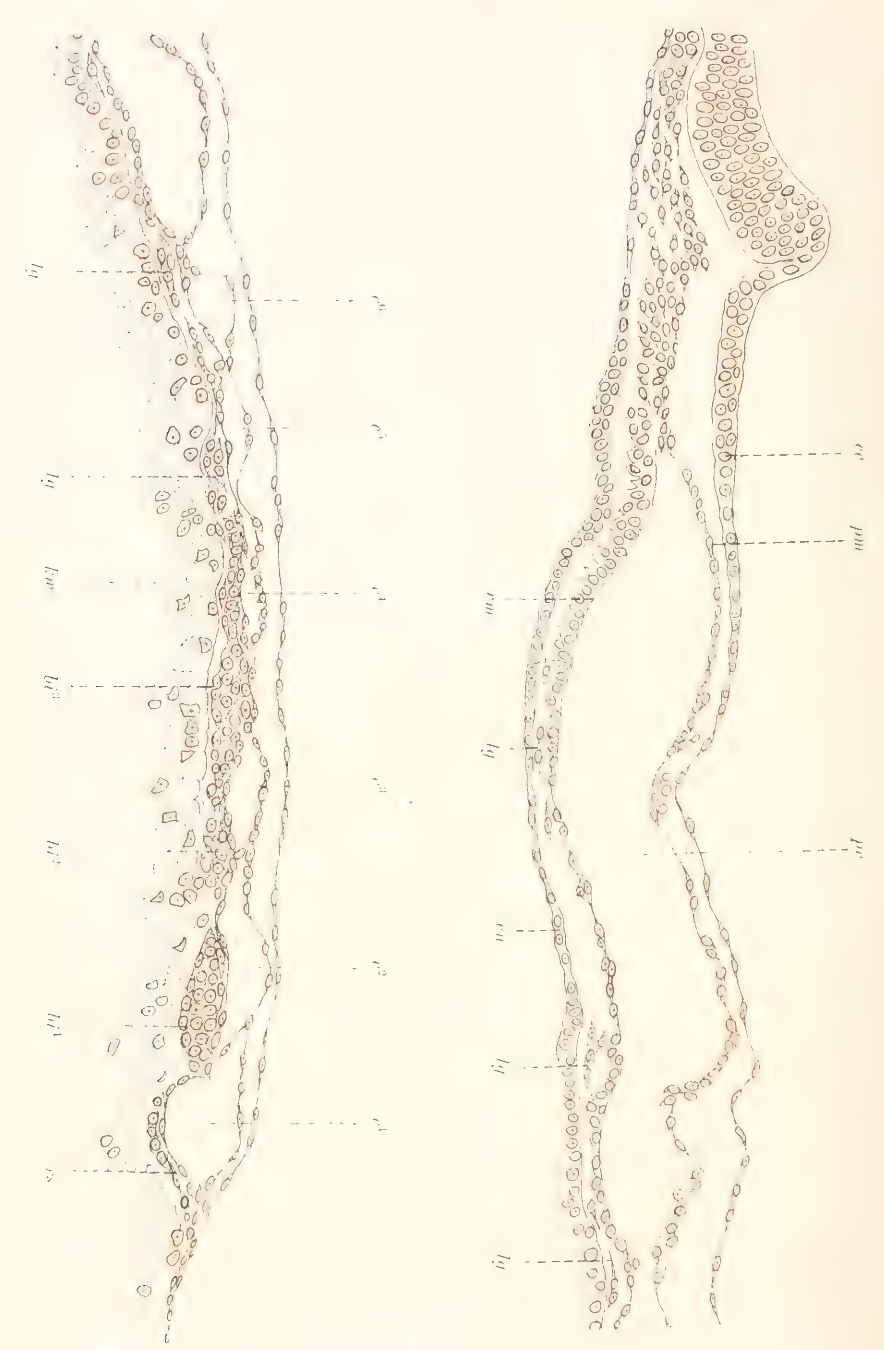


Fig. 891. Querschnitt von der Serie der Fig. 890, etwas vor der Urwirbelregion. *ec* Ektoblast, *en* Entoblast der A. pellucida. *kw* Keimwall. *pc* Pericardialhöhle. c^1—c^6 Leibeshöhlenräume der A. opaca. *vm* Visceralblatt der Leibeshöhle. *pc* Parietalblatt. *bi* Blutinseln. *lg* Anlage leerer Endothelröhren. *rs* Gefäßzellen für den Randsinus. Vergr. 210:1. Die linke Hälfte der Figur schließt sich an das untere Ende der rechten an.

Reste der Septen bleiben an der oberen und unteren Wand des Rohres (Fig. 893 zwischen No. 3 und 4) eine Zeit lang erhalten und zeigen die einstige Kammerung desselben noch an.

Die in das Innere der Endothelräume vorragenden Blutzellenhaufen sind von KÖLLIKER als „Blutinseln" bezeichnet worden. Sie entsprechen den bald darauf bei Flächenbetrachtung der frischen A. vasculosa wahrnehmbaren, rötlich sich färbenden Flecken, für welche

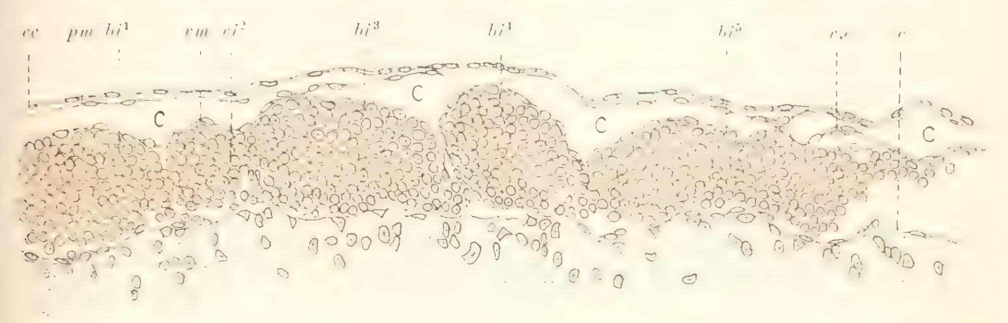


Fig. 892. Querschnitt durch das Blastoderm eines Hühnchenembryo mit 12 Urwirbeln. Region der kaudalen Blutinseln. *ec* Ektoblast. *pm* Parietalblatt. *vm* Visceralblatt des Mesoblast. *c* Leibeshöhle. *e* endotheliale Gefäßwand. *v.e* Visceralblatt des Mesoblast verbunden mit der endothelialen Gefäßwand. *bi* Blutinseln. Vergr. 210:1.

der Name „Blutinseln" zuerst gebraucht wurde[1]). Die späteren Autoren haben dann diesen Ausdruck auf die soliden Vorstufen der bluthaltigen und teilweise sogar der blutleeren Dottergefäße ausgedehnt.

Inzwischen fangen die Blutzellenhaufen an, sich von ihrer Peripherie aus zu lockern und Gruppen zerstreut liegender Blutkörperchen in den Gefäßraum abzugeben (No. 1 und 2 in Fig. 893). Auch beginnen sie jetzt, sich von einer an ihrem oberen Umfang entstandenen Endothelwand, die meist mit der Splanchnopleura innig verbunden ist, partiell abzulösen (bei No. 2, 3, 8 in Fig. 893).

Wie zuerst die Kammern einer einzigen Blutinsel, so gelangen alsbald auch die verschiedenen Blutinseln infolge Erweiterung ihrer Hohlräume unter sich und mit leeren Gefäßen, soweit solche an sie angrenzen, in Eröffnung. So geht aus dem Netz der soliden Anlagen ein einheitliches Hohlgefäßsystem hervor, das durch die inzwischen ausgebildeten Dottervenen mit dem Herzen in offener Kommunikation steht. Dies ist im Stadium unserer Figur 886 (14. Urwirbel) der Fall. Die gelockerten Blutzellen gelangen aber nicht sofort in die Nachbargefäße, sondern verharren zunächst noch mit den Blutzellenhaufen zusammen unbewegt an den Stätten ihres Ursprungs, woselbst sie wohl erst einen Reifungsprozeß durchmachen müssen, durch welchen vielleicht eine sie verklebende Zwischensubstanz gelöst wird.

Von den am Rande der Gefäßzone gelegenen Blutzellenhaufen aus, die mit der Lockerung voranschreiten, werden dann zuerst die gelösten Zellen in den Sinus terminalis abgegeben, anfänglich in ge-

1) Die Blutinseln wurden zuerst von PANDER gesehen, während das, was WOLFF vorher als „Inseln" beschrieben hatte, offenbar Substanzinseln waren.



Fig. 893. Querschnitt von der Serie der Fig. 892 in der Breite des Primitivstreifens. *ec* Ektoblast. *pm* Parietalblatt. *p* Primitivstreifen. *vm* Visceralblatt des

Mesoblast. *c* Leibeshöhlenräume. *e* Entoblast der Area pellucida. *kw* Keimwall. *Nr 1–9* Blutzellenhaufen. *Nr 10–17* solide Gefäßanlagen. *g* hohle Endothelröhren. *rs* Randsinus. *s* Septum. Die linke Hälfte der Figur schließt sich an das untere Ende der rechten an. Vergr. 140:1.

ringerer, dann in beträchtlicher Zahl, daher dieses Gefäß am lebenden Ei durch seine rötliche Färbung vor den anderen sich bemerkbar macht. Vom Sinus terminalis gelangen die Blutzellen direkt durch die Dottervenen zum Herzen und damit in den Kreislauf.

Bei etwa 15 Urwirbeln (Frühjahrseier) treten in der hinteren Hälfte der A. vasculosa innen von dem zu dieser Zeit noch hellen Randsinus kleine rötliche, anfangs noch blasse Flecken auf, die durch die Färbung der Blutzellenhaufen bedingt sind („Blutinseln" der alten Embryologen). Mit 17—18 Urwirbeln beginnt der Randsinus sich zu färben. Dann folgen die übrigen Gefäße rasch nach.

In Fig. 895 ist von einem Embryo mit 18 Urwirbeln (Embryo der Fig. 894) ein Querschnitt aus der Gegend der Mündung der Dottervene in das Herz abgebildet, welcher das zirkulierende Blut in sämtlichen, hier zumeist blutleer angelegten Gefäßen der A. opaca sowie in denen der A. pellucida und des Embryo erkennen läßt. Aber noch in diesem Stadium, dem ältesten, das hier dargestellt wird, ist das Blut keineswegs vollständig in den Kreislauf eingetreten, sondern ruht zum Teil noch immer in flachen Zellenhaufen an der Decke zahlreicher, weiter hinten gelegener Gefäßräume (vergl. auch *bi* im Injektionspräparat von Fig. 897). Diese kaudalen, zuerst entstandenen Blutinseln lösen sich also zuletzt auf (erst in Fig. 898 sind sie verschwunden).

Der beschriebene eigentümliche Ablauf der Wand- und Lumenbildung in den Blutinseln läßt sich meines Erachtens leicht begreiflich machen, wenn man den Vorgang der Leibeshöhlenentstehung über den Blutinseln berücksichtigt. Am unteren Umfang der Blutinseln wird die Gefäßwand zuerst fertig gestellt und abgehoben, weil sich hier vorher keine Leibeshöhlenwand bildet, sondern die freiliegende Inseloberfläche direkt die Endothelwand abscheiden kann. Der obere Umfang der Blutinsel hingegen muß zuerst das über ihm gelegene Stück der Cölomwand abspalten, bevor er die Endothelwand herstellt, ein Prozeß, der einige Zeit erfordert und die Differenzierung der darüber entstehenden Gefäßwand verzögert. So haften die Blutzellenhaufen an der Decke des Gefäßraumes, weil daselbst ihr natürlicher Ablösungsvorgang im Rückstand ist.

Aus der Abspaltung des Cölomwandmaterials von der Oberfläche der Gefäßanlagen erklärt sich noch eine weitere auffallende Tatsache: Die Leibeshöhlenräume treten im allgemeinen zwischen den Gefäßräumen, nicht über ihnen auf (an c^3, c^5, c^6 in Fig. 891 noch zu erkennen), so daß die beiderlei Hohlräume einander ausweichen. Die histiogenetische Veranlassung dafür bildet der Umstand, daß der zwischen den Gefäßanlagen befindliche indifferente Mesoblast eben in der Lage ist, die Cölomwände direkt zu bilden, was seine einzige Aufgabe ist. Der übrige Gefäßhofmesoblast dagegen entwickelt sich zuerst zu Gefäßanlagen, und dann spalten sich erst von diesen die Cölomwände ab. Kein Wunder also, daß über den Gefäßanlagen das Cölom verspätet erscheint, und daß noch in vorgerückten Stadien (z. B. Stadium der Fig. 895), wenn schon durch die ganze Area vasculosa eine fast einheitliche Leibeshöhle gebildet ist, die Wände über den Scheiteln der Blutzellenhaufen, wo sie sich zuletzt differenzieren,

noch vielfach in Verklebung gefunden werden (z. B. bei No. 6 in in Fig. 893).

Und drittens kann man jetzt verstehen, daß die Lumenbildung in den Blutinseln im allgemeinen in der gleichen Richtung voranschreitet wie die Cölombildung in der A. opaca, nämlich von vorn nach hinten und zugleich centripetal, von außen nach innen [1]). Die kaudalen großen Inseln bleiben mit der Fertigstellung des Lumens gewöhnlich im Rückstande gegenüber den vorderen und ebenso die weiter innen gelegenen, wenn sie nicht zu klein sind, gegenüber den peripheren (vergl. No. 6 in Fig. 893). Dieser Parallelismus der beiden Vorgänge erklärt sich aus ihrem oben dargelegten inneren Zusammenhang: Differenzierung des Cöloms im Bereiche der Blutinseln bedeutet zugleich eine Differenzierung der Blutinseln selbst, wenigstens an ihrem oberen Umfang.

Die Leibeshöhlenbildung über den Blutinseln verläuft an diesen verschieden je nach ihrer Größe. Von den kleinen Blutinseln ebenso wie von den soliden Anlagen der leeren Gefäße sondert sich der Mesoblast rascher ab, als von den großen Blutinseln, die für ihr Wachstum längerer Zeit bedürfen. Man findet daher oft kleine Blutinseln in noch solidem Zustand schon frei unterhalb des Mesoblast, sowohl des gespaltenen als ungespaltenen (No. 10 in Fig. 893). Hier kann die Bildung der Endothelwand an allen Stellen der Oberfläche einsetzen. Auch ist die Abstammung der gesamten Wand von den peripheren Inselzellen hier völlig klar zu übersehen. Bei den größeren Inseln ist dies nur an der unteren Wand der Fall, während an der oberen der Vorgang schwieriger zu beurteilen wird, weil er sich mit der Cölomwandbildung kombiniert. Zuerst löst sich von einer solchen Insel gewöhnlich die Somatopleura für sich allein los (*pm* in Fig. 890) und hebt sich von ihr ab, wodurch zwischen ihr und der letzteren ein Leibeshöhlenraum entsteht (*c* in Fig. 892). Den Boden dieses Cölomabschnittes stellt dann die Blutinsel dar mit einem Splanchnopleuraüberzug (*vm*), der in dieser Entwickelungsphase häufig noch unfertig ist. Er haftet der Insel unmittelbar und fest an und fehlt auch an einzelnen Stellen noch gänzlich (bi^3 in Fig. 892), während an anderen oberflächliche Inselzellen sich zu seiner Bildung gerade abzuflachen im Begriff sind. In innigster Verbindung mit der Splanchnopleura kommt nun eine tiefere Schicht ebenfalls flacher Zellen zur Differenzierung: der obere Endothelbelag der Insel. Beide Membranen hängen dabei so unmittelbar zusammen, daß es vielfach den Anschein hat, als ob nur eine einzige vorläge. Nur die alternierende Stellung der flachen Kerne, von denen die einen gegen den Cölomraum, die andern gegen den Gefäßraum vorspringen, läßt ihre Doppelnatur dann erkennen (z. B. *ve* in Fig. 892). Und zwar findet sich diese Anordnung schon an Zellen, die erst im Anfang der Abflachung, d. h. der Differenzierung aus dem Inselmaterial stehen (z. B. bei bi^1). Erst nachdem diese Doppelmembran gebildet ist, lösen sich die unter ihr befindlichen Blutzellen unter Dazwischentreten von Flüssigkeit ab (über der rechten Hälfte von bi^5).

Die hier dargestellte Wand- und Lumenbildung in den Blutinseln und die damit verbundene Entstehung des Cöloms zeigt mancherlei Variationen, deren Beschreibung zu weit führen würde. Es sei nur darauf hingewiesen, daß ein Teil der Inseln, besonders die peripheren und die vorderen, bei manchen Individuen sogar die Mehrzahl der Inseln eine verfrühte Auflockerung erleidet, ferner daß die Bildung und Abhebung der unteren Endothelwand sich verzögern kann, daß bei Inseln, die sehr dicht aneinander liegen (kaudale, Fig. 890 und 892) an deren seitlichem Umfang keine Abhebung einer Endothelwand eintreten kann, sondern ein Konfluieren derselben in solidem Zustand geschieht, und anderes mehr.

Wir kehren nun zu unserem Schlußstadium von Fig. 895 zurück. Was das Verhältnis der hier durchweg schon gehöhlten Dottergefäße zu ihrer Umgebung anlangt, so wölben sich dieselben mit ihrer oberen Wand, von der Splanchnopleura überzogen, in die Leibeshöhle vor.

Die letztere erstreckt sich jetzt im vorderen Abschnitt des Blastoderms, wie der abgebildete Querschnitt (Fig. 895) zeigt, als ein-

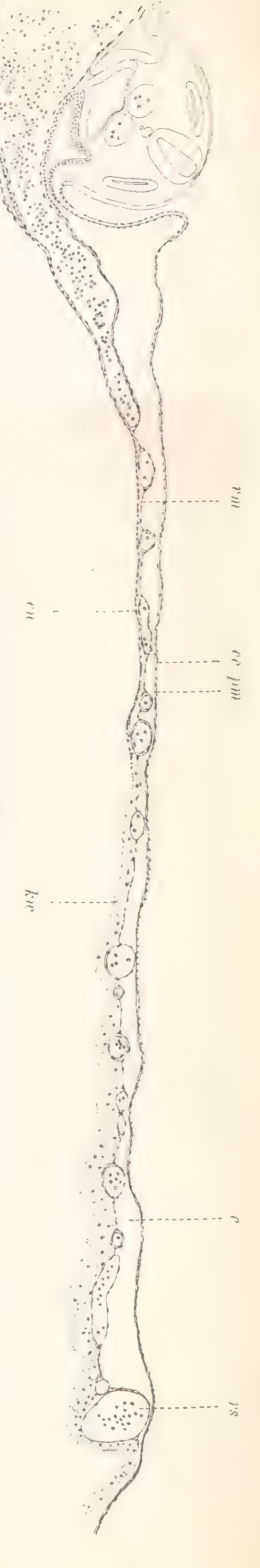
1) Diese Ausbreitungsweise des Cöloms auf dem Keimwall des Huhnes hat schon Gasser (1878) richtig beschrieben.

heitlicher Raum von der Pericardialhöhle aus durch die ganze Breite der A. vasculosa. Weiter hinten ist sie aber in der inneren Hälfte der A. opaca immer noch stellenweise wie in früheren Stadien (vergl. Fig. 893) unterbrochen, und zwar vorzugsweise über den Scheiteln ehemaliger großer Blutinseln. Diese Verlötungsstellen der Cölomwände sind allerdings jetzt schmal geworden, aber ihr Vorhandensein zeigt, daß die Differenzierung des Mesoblast an den Blutinseln sich über eine lange Zeit hinauszieht.



Fig. 894. Hühnchenembryo mit 18 Urwirbeln nebst A. vasculosa. Vergr. 10:1.

Der untere Umfang der Gefäße liegt nach wie vor dem Entoblast unmittelbar auf; nur die kleineren unter ihnen sind jetzt schon allseitig, also auch auf ihrer Unterfläche, vom Visceralblatt des Mesoblast umscheidet (Fig. 895). Die Gefäßröhren senken sich (vergl. auch Fig. 893) in Gruben oder vielmehr Rinnen des dotterhaltigen Entoblast ein, wie das schon vorher die soliden Blutinseln, wenn auch in schwächerem Grade, gethan haben (Fig. 891 u. 892). Es handelt sich hierbei, wie die Figg. 893 und 895 lehren, um Ausbuchtungen, oder vielmehr Faltungen dieses Blattes, denn den Rinnen entsprechen leistenartige Vorwölbungen der Unterfläche des Entoblast. Diese „Wülste des



Entoderms“ sind von H. VIRCHOW genau beschrieben und als die Anfänge der von Gefäßnetzen eingenommenen späteren Blätter des Dottersackes erkannt worden. VIRCHOW weist darauf hin, daß die Wülste nicht durch das Auftreten der Gefäßanlagen hervorgerufen sein können, weil sie gelegentlich schon vor dem Erscheinen der Blutinseln nachweisbar sind. Es läßt sich dies speciell für den vordersten Abschnitt der Area vasculosa leicht bestätigen, wo die Rinnen bezw. Leisten schon vor dem Auftreten der Gefäße und sogar des Mesoblast auf das deutlichste wahrgenommen werden können (vergl. auch die Gruben und Rinnen in der Area vasculosa der Selachier).

Wir sind nun durch die Untersuchung der Schnitte genügend vorbereitet, um an die Deutung der Flächenbilder ganzer Keimscheiben aus der Zeit der Vakuolisierung der Blutinseln gehen zu können. Fig. 886 führt uns eine solche A. vasculosa von einem Embryo mit 14 Urwirbeln vor. Die Gefäßzone zeigt auf Schnitten noch fast den Entwickelungszustand der Figg. 892 und 893. Bei durchfallendem Lichte fallen in ihr zunächst die intensiv gefärbten Blutinseln auf, deren topographische Anordnung schon auf p. 1214 berücksichtigt worden ist. In Wirklichkeit liegen hier schon Blutinseln im Sinne von KÖLLIKER, also Blutzellenhaufen, vor, die je nach ihrer Dicke verschieden intensiv gefärbt sind. In den hellsten, z. B. hinten links, ist die Auflockerung schon weit gediehen.

Außerdem erkennt man ganz blaßrosa gefärbte Züge, die in der Innenzone vorherrschen. Es sind dies leere Endothelröhren. In ihnen liegen vereinzelte kleine rote Flecke, Blutzellenhaufen, die am Dache dieser Gefäße hängen und darauf hinweisen, daß die betreffende Strecke des Rohres aus einer kleineren Blutinsel hervorgegangen ist. Diese blassen Züge bilden schon ein zusammenhängendes Netz, welches in dasjenige der Blutinseln sich fortsetzt, um peripher von ihnen als blutleerer Randsinus wieder in Gestalt eines hellen Streifens zu Tage zu treten. Es liegen also nicht nur die kleinsten, sondern alle Blutzellenhaufen in dem Endothelröhrennetz,

Fig. 895. Querschnitt durch das Blastoderm der Fig. 894 in der Gegend der Mündung der Dottervene in das Herz. *ec* Ektoblast. *pm* Parietalblatt, *vm* Visceralblatt der Leibeshöhle (*c*). *en* Entoblast der A. pellucida. *kw* Keimwall. *rs* Randsinus. Vergr. 34:1.

wenn dies auch bei Betrachtung von oben naturgemäß nur für einen Teil derselben zu Tage tritt, nämlich nur für diejenigen, die von ihrem Gefäßlumen seitlich überragt werden.

Zwischen den Gefäßzügen bleiben Lücken frei, die noch heller erscheinen als jene (vergl. auch gleich Fig. 894). Diese gefäßfreien Maschenräume des Netzes entsprechen den „Substanzinseln" der Autoren. Sie sind beim Huhn sehr klein, namentlich in der A. pellucida, oder mit anderen Worten, das Gefäßröhrennetz ist hier sehr dicht. Man versteht daher recht gut, daß die Schicht der Gefäßanlagen, die sich als Netz bis in den Embryo hinein fortsetzt, gerade beim Hühnchen von vielen Autoren als ein Blatt, „Gefäßblatt", aufgefaßt wird, eine Bezeichnung, gegen die sich — nebenbei bemerkt — nichts einwenden läßt, wenn man nur kein den Keimblättern gleichwertiges Blatt unter ihr verstanden wissen will.

An den Grenzen der Substanzinseln gegen die Endothelröhren laufen in der A. opaca häufig dunkle Schatten (besonders hinten, aber auch links vorn in der Fig. 886 zu erkennen). Sie sind der Ausdruck der „Entodermwülste" H. VIRCHOW's und werden offenbar durch die von oben gesehenen, schräg aufsteigenden Wände der Entoblastrinnen hervorgerufen. Wie die Ausbuchtungen selbst, so sind auch diese die Gefäße begleitenden Schatten an den einzelnen Keimscheiben sehr verschieden stark ausgeprägt. Endlich wird der Randsinus peripher durch einen dunkleren schmalen Streifen begrenzt, den „Randsaum" KÖLLIKER's (Fig. 893 und 894), der durch den steil aufsteigenden Außenrand der tiefen Entodermrinne des Randsinus (Fig. 895) zu stande kommt (H. VIRCHOW).

Mit der fortschreitenden Auflösung der Blutzellenhaufen wird das Flächenbild der A. vasculosa einfacher und schärfer. So liegt in Fig. 894, dem Flächenbild zu dem Schnitt der Fig. 895, das blaßrot gefärbte und von den helleren Substanzinseln durchsetzte Gefäßnetz der A. opaca und pellucida klar zu Tage. Die dunkler roten Stellen in ihm bedeuten zum Teil eine Anstauung der frei schwimmenden Blutzellen (z. B. im Randsinus und den Dottergefäßstämmen), denn diese befinden sich hier, im Gegensatz zu Fig. 886, bereits in Cirkulation. Zum anderen Teil (im kaudalen Abschnitt der A. vasculosa) entsprechen sie den noch nicht aufgelösten Resten von Blutzellenhaufen.

β) Entstehung der blutleeren Endothelröhren in der Area opaca.

Die blutleeren Endothelröhren gehen aus den dünneren Gefäßzellenzügen hervor, deren topographische Verteilung oben beschrieben wurde. Meist sind es ein- bis zweischichtige Anlagen (Fig. 891), welche ihnen den Ursprung geben, zuweilen aber auch drei- bis vierschichtige. Da die letzteren auch ebenso gut Blutzellen in spärlicher Anzahl produzieren können, so können sie als Uebergangsformen aufgefaßt werden, Zwischenstufen, denen man erst während der Lumenbildung ansehen kann, ob sie ein leeres oder bluthaltiges Rohr bilden (No. *11* u. *13* in Fig. 893).

Die Höhlung der blutleeren Gefäßanlagen der A. opaca setzt gleichzeitig mit derjenigen der bluthaltigen ein, wenn man von ganz vereinzelten, verfrüht gebildeten Endothelröhren absieht. Da die soliden Anlagen der leeren Gefäße im allgemeinen später entstehen als die Blutinseln, so ergiebt sich, daß sie bis zu ihrer Höhlung kürzerer Zeit

bedürfen als diese. Ebenso kommt die Lumenbildung an ihnen viel rascher zum Ende. Dies Verhalten, das auch bei Selachiern und Reptilien zu beobachten war, erklärt sich leicht aus der Zellenarmut der Anlagen, die sich schneller vom Mesoblast ablösen und sich histologisch differenzieren können, als die auf dem Wege der umständlichen Zellteilungen erst heranwachsenden Blutinseln. So sind im Stadium der Fig. 893 (12 Urwirbel) die leeren Gefäße der A. opaca in der Hauptsache schon alle hohl, während sie in Fig. 891 (6 Urwirbel) noch durchgängig solid waren.

Die feineren Vorgänge bei der Lumenbildung stimmen mit denen bei Selachiern im wesentlichen überein, so daß auf die dort gegebene Beschreibung (p. 1106) verwiesen werden kann.

Nur die Entstehung des Randsinus zeigt Abweichungen und verdient daher eine besondere Darstellung. Dieses Gefäß entsteht aus dünnen, meist nur einschichtigen Zellenplatten, die nach außen von den randständigen Blutinseln auftreten im Bereiche eines Mesoblaststreifens, der peripher über diese Blutinseln hinausgewachsen ist und sich ziemlich frühzeitig, aber erst nachdem die Gefäßanlagen unter ihm erschienen sind, in Cölomlücken spaltet. Fig. 891 zeigt unterhalb eines solchen peripheren Leibeshöhlenraumes (*c*[1]) eine solide, hier völlig einschichtige Anlage des Sinus (*rs*). Von Strecke zu Strecke stehen diese Zellenplatten in Verbindung mit den angrenzenden Blutinseln, so daß man sie als Ausläufer derselben betrachten kann. Ob ihr Material von den Blutinseln auswuchert oder nur in Kontinuität mit diesen sich lokal abspaltet, bedarf noch der Untersuchung.

Wenn später die Gefäßanlagen der A. vasculosa sich höhlen, entstehen auch aus den soliden Sinusanlagen eine große Zahl gesonderter Endothelräume entlang dem Rande der Gefäßzone. Sie treten auf dem Querschnitt gewöhnlich in der Mehrzahl, zu zweien oder dreien nebeneinander, auf als kleine Kammern, die sich bald vollständig ineinander und von Stelle zu Stelle in die Hohlräume der unmittelbar anstoßenden Blutinseln eröffnen. Diese schon etwas größeren Hohlräume (*rs* Fig. 893) laufen jetzt nur mehr in einer einzigen Reihe dem Rande entlang und konfluieren allmählich unter Durchbruch ihrer Zwischenwände zu dem definitiven Längsgefäß. Die gehöhlten Blutinseln werden zugleich, nachdem sich ihre Zellen in den Sinus entleert haben, erheblich kleiner, besonders flacher, während der Sinus umgekehrt an Volumen zunimmt (Fig. 895), so daß er sie nun als Hauptgefäß überragt.

Die Randsinusbildung des Huhnes geht rascher vor sich als diejenige des Reptils (Lacertilier), stimmt aber sonst in den wesentlichen Punkten mit ihr überein. Ueber den Unterschied in der Sinusbildung der Selachier und Sauropsiden vergl. p. 1183.

2. Die Entstehung der Gefäße in der Area pellucida und die His'sche Einwachsungslehre.

In der A. pellucida kommen, abgesehen von einer besonders zu erwähnenden Stelle, keine bluthaltigen, sondern nur blutleere Gefäße zur Entwickelung. Die Vorläufer derselben sind jene dünnen Gefäßzellenzüge, die wir schon in der A. opaca, besonders in deren vorderem Abschnitt und in deren Innenzone als Bildner leerer Endothelröhren kennen gelernt haben. Nur sind sie in der A. pellucida viel-

fach noch zellenärmer als dort und gleichen darin den Gefäßanlagen des Embryonalkörpers. In Fig. 891 sind einige dieser Anlagen in einem schon etwas vorgerückteren Entwickelungszustande, nämlich als Ketten flach ausgezogener Zellen zu sehen (*lg*). So ergiebt sich, daß nicht nur innerhalb der A. opaca (p. 1212), sondern in der gesamten, von den beiden Areae gebildeten Gefäßzone im allgemeinen eine allmähliche Abnahme der Stärke der Gefäßanlagen in der Richtung von der Peripherie gegen den Embryo zu statthat, wie dies auch aus dem Querschnitt der Fig. 891 zu entnehmen ist.

Diese Anordnung, die selbstverständlich nur im großen und ganzen durchgeführt ist, bringt es mit sich, daß im kaudalen Abschnitt der A. pellucida ausnahmsweise starke Gefäßzellengruppen angetroffen werden, denn die ungemein kräftigen hinteren Blutinseln der A. opaca stufen sich eben in die A. pellucida hinein nicht bis zu einreihigen, sondern nur bis zu mehrschichtigen Anlagen ab (Fig. 890 u. 893). Die letzteren bilden bei blutreicheren Keimscheiben außer der Endothelwand oft noch eine geringe Anzahl Blutkörperchen und verdienen daher die Bezeichnung kleinerer „Blutinseln". Schon frühere Forscher, wie KÖLLIKER (A. L. II 1861), erwähnen diese im Flächenbild der Keimscheibe (Fig. 886 u. 894) leicht wahrnehmbaren **Blutinseln des hinteren Abschnittes der Area pellucida**[1]).

Aber auch in ihrem **zeitlichen Auftreten** schließen sich die Gefäßzellenzüge der A. pellucida an diejenigen der A. opaca an, indem sie auch in dieser Hinsicht die Gefäßbildung des Keimwalls mit derjenigen des Embryonalkörpers verknüpfen: denn vom Außenrand des Keimwalls, ihrer ersten Ursprungsstätte, breiten sich die soliden Gefäßanlagen allmählich in centripetaler Richtung aus, zuerst durch die A. opaca, wie dies oben dargethan wurde, und sodann, die innere Keimwallgrenze überschreitend, durch die A. pellucida in den Embryo hinein, mit dessen Gefäßzellen der ganze Anlagekomplex schließlich sein Ende findet.

Nun sollte man freilich erwarten, daß dieses Eindringen der Gefäßzellen in die A. pellucida in der Richtung von hinten nach vorn sich vollziehe, weil die Anlagen der A. opaca in dieser Richtung sich entwickeln. Aber das Umgekehrte ist der Fall: ein vorderer, seitlich vom Hinterkopfe gelegener Abschnitt der A. opaca ist es, von welchem aus der erste Vorstoß gegen den Embryo zu erfolgt. Und die weitere Einwucherung schreitet dann von dort kaudalwärts allmählich fort. Hierin spricht sich der innere Zusammenhang der Gefäßbildung der A. pellucida mit derjenigen des Embryonalleibes aus, denn die letztere geht vom Hinterkopfe aus in kranio-kaudaler Richtung vor sich und muß in dieser vor sich gehen, weil sie nur von dem zuerst differenzierten Abschnitt des Embryo gegen den zuletzt sich differenzierenden (hinterer Primitivstreifenabschnitt) vorrücken kann und nicht umgekehrt. So treffen wir denn, um zu der Beschreibung überzugehen, **die ersten Gefäßzellen der A. pellucida in Zusammenhang mit der frühesten Gefäßanlage des Embryonalkörpers: derjenigen des Herzens.** Zur Zeit, wann die ersten Urwirbel sich abgliedern (ich fand es schon bei zwei sich bildenden Urwirbelpaaren), lösen sich eine Strecke weit vor den Urwirbeln die

1) Wahrscheinlich sind sie schon von PANDER gesehen worden, sicher von REMAK, der sie aber nicht als Blutanlagen aufgefaßt hat.

ersten Herzzellen (*hz* in Fig. 896) unter dem lateralen Ende der embryonalen Seitenplatten von der Splanchnopleura ab. Diese erste Gefäßanlage des embryonalen Körpers stellt aber keine in sich abgeschlossene Bildung dar, sondern nur die Fortsetzung und den Abschluß einer Anzahl von Gefäßzellengruppen, welche von der A. opaca aus durch die noch schmale A. pellucida gegen die Embryonalanlage zu sich entwickelt haben (Fig. 891 *lg*) und eine, wenn auch vorerst

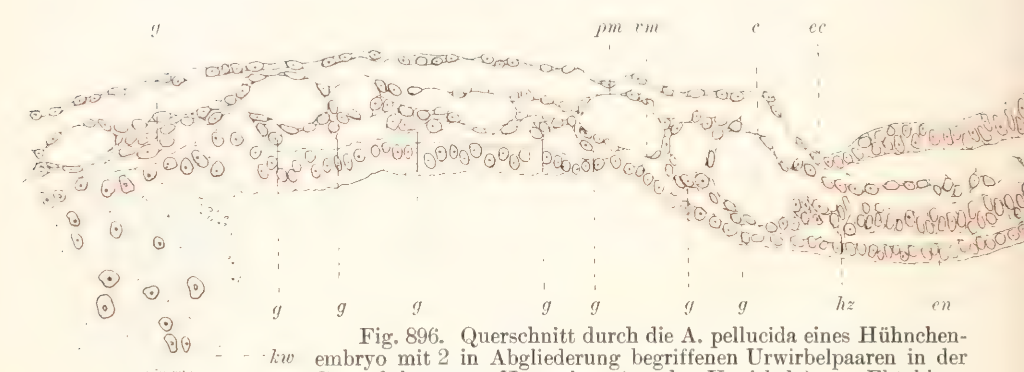


Fig. 896. Querschnitt durch die A. pellucida eines Hühnchenembryo mit 2 in Abgliederung begriffenen Urwirbelpaaren in der Gegend der ersten Herzanlage (vor den Urwirbeln). *ec* Ektoblast. *en* Darmentoblast. *kw* Keimwall. *pm* Parietalblatt, *vm* Visceralblatt der Leibeshöhlenräume (*c*). *g* Gefäßzellen, einzelne und in Gruppen. *hz* erste Herzzellen. Vergr. 210:1.

noch vielfach unterbrochene, Verbindung zwischen dem Dottergefäßsystem und dem Herzen herstellen. Die an die Herzanlage sich seitlich anschließenden Gefäßzellen dieser Gruppe sind das Material für das proximale Ende des Dottervenenstammes, und die angrenzenden ersten Herzzellen somit dasjenige für den Sinus venosus cordis.

Rostral von dieser Stelle kommt eine Verbindung der Gefäßanlagen des Dotters mit denen des Embryo nicht zu stande, weder jetzt noch später, wenn die Endothelröhren auftreten. Zwar rücken die Dottergefäße vor der Mündungsstelle der Dottervene ein Stück weit in die A. pellucida medianwärts vor, aber ohne den Kopf des Embryo zu erreichen (vergl. Fig. 886, welche diese Gefäßanlagen in bereits hohlem Zustande zeigt). Es bleibt vielmehr zwischen ihnen und der nach vorn sich ausbreitenden Herzanlage ein gefäßfreier Abschnitt in der breiter gewordenen A. pellucida ausgespart, in dessen Bereich, zwischen dem Entoblast und dem an sie angepreßten Boden der weiten Pericardialhöhle, höchstens ein paar vereinzelte Zellen, aber keine Endothelröhren zu finden sind.

Kaudal von der ersten Herzanlage dagegen findet sich das in Fig. 896 abgebildete Gefäßzellenmaterial noch eine Strecke weit in der A. pellucida vor, aber es ist noch nicht so weit medianwärts vorgedrungen wie dort. Und noch etwas weiter hinten fehlt es vorerst noch ganz im hellen Fruchthof. Erst später dringt es hier gegen den Embryo zu vor, ein Prozeß, der ganz allmählich in kranio-kaudaler Richtung von der vorderen Urwirbelgegend bis zum hinteren Primitivstreifenende fortschreitet. In einem bestimmten Abschnitt der Urwirbelzone gelangen so die Gefäßzellen medianwärts unter den embryo-

nalen Seitenplatten bis zur Aortenanlage, indem sie das Material für den Stamm der Dotterarterie liefern.

In derselben Richtung, in welcher die Gefäßzellenzüge aufgetreten sind, wandeln sie sich im allgemeinen auch in Endothelröhren um, nämlich von außen nach innen, d. h. von der A. opaca gegen den Embryo, und zugleich von vorn nach hinten, d. h. vom hinteren Kopfende gegen das hintere Primitivstreifenende zu.

Kaudal von der ersten Anlage des Herzens und des Dottervenenstammes findet man im Stadium von 3 Urwirbeln seitlich von den Urwirbelanlagen bereits einige Gefäßzellengruppen in dem peripheren, mit höherem (kubischem) Entoblast versehenen, Abschnitt der A. pellucida vor. Bei 5—6 Urwirbeln (Stadium der Fig. 885) durchsetzen solche Anlagen in der Urwirbelzone schon die ganze übrigens daselbst schmale A. pellucida und schieben sich von da ein Stück weit unter die embryonalen Seitenplatten vor. Nach hinten lassen sie sich bis in das Bereich des Primitivstreifens verfolgen, wo sie aber noch durchweg mit dem Mesoblast zusammenhängen. Diese kräftigen kaudalen Gefäßanlagen der A. pellucida sind in Fig. 890, dem Querschnitt von einem etwas älteren Embryo mit 6 fertigen Urwirbeln, in der tiefen Mesoblastschicht zu sehen. Sie nehmen innerhalb der A. pellucida in der Richtung nach innen an Stärke ab, so daß nur die peripheren unter ihnen (No. 5 in der Figur) mit Sicherheit als „Blutinseln" d. h. Blutbildner betrachtet werden dürfen (vergl. auch No. 10 in dem älteren Stadium der Fig. 893). Diese letzteren entstehen somit, zum wenigsten an den von mir untersuchten Objekten, ausschließlich in einem an die A. opaca unmittelbar angrenzenden Teil der A. pellucida, dessen Entoblast höher als sonst und dotterhaltig ist und hiernach eigentlich noch zum Keimwall zu rechnen wäre, wenn er sich auch später abflacht.

Im Stadium von 7 Urwirbeln beginnt in der Urwirbelgegend das reichlicher gewordene Gefäßzellenmaterial der A. pellucida, das medianwärts jetzt schon bis zu den in Entstehung begriffenen Aortenanlagen reicht, Endothelröhrchen zu bilden, und mit 10 Urwirbeln ist es daselbst schon fast durchweg hohl und sendet schon einige in der Lumenbildung begriffene Endothelstränge als Verbindungsgefäße zu den Aorten. Bei 12 Urwirbeln ist die ganze A. pellucida ebenso wie die opaca von weiten Endothelröhren durchsetzt, nur im Bereich des Primitivstreifens sind die Anlagen der A. pellucida noch solid (Fig. 893), entsprechend ihrer späteren Entstehung und auch infolge ihres größeren Zellenreichtums. Noch immer lösen sich, wie die Abbildung zeigt, Gefäßanlagen vom unteren Umfang des Primitivstreifenmesoblast ab. Auch bei 15 Urwirbeln sind viele von ihnen daselbst ohne Lumen, und selbst bei 18 Urwirbeln findet man in der Umgebung des jetzt kurz gewordenen Primitivstreifens, also neben seinem ehemaligen hintersten Abschnitt, noch eine Anzahl, wenn auch nicht mehr völlig solider, so doch in der Höhlung stark zurückgebliebener Gefäßanlagen, was auch im Flächenbild der Keimscheibe (rote Flecke im hinteren Abschnitt der A. pellucida von Fig. 894) zum Ausdruck kommt.

Wenn man diese in embryonaler Richtung vor sich gehende Entwickelung der Gefäßanlagen verfolgt, versteht man sehr wohl, wie His durch seine Beobachtungen am Hühnchen zu der Ansicht gelangen konnte, es wachse das Gefäßmaterial des Embryo vom Dotter her in den Embryonalkörper ein, stamme also nicht von letzterem, sondern von einem extraembryonalen Keimlager ab.

In der That hat sich auch gerade dieser Teil der sonst so allgemein bekämpften His'schen Parablastlehre vielfacher Anerkennung zu erfreuen gehabt, so vor allem, um nur einen Namen zu nennen, von seiten Kölliker's, eines der entschiedensten Gegner des Parablast. Kölliker hat jene Angaben nicht nur bestätigt, sondern als „eine der glänzendsten Entdeckungen", die His auf dem Gebiete der Embryologie gelungen sind, gerühmt (1884). His selbst hat vor einigen Jahren nach langem vergeblichen Widerstand seine unhaltbar gewordene Theorie vom Nebenkeim mit anerkennenswerter Selbstverleugnung zurückgenommen. Aber das Einwachsen der Gefäßanlagen in den Embryo hat er als das letzte Bollwerk seiner einstigen Stellung nach wie vor

entschieden verteidigt und hat es durch neue, auf die Selachier ausgedehnte Untersuchungen zu festigen gesucht.

Und dennoch ist auch dieser Teil der His'schen Lehre nicht aufrecht zu erhalten. Es unterliegt vielmehr keinem Zweifel, daß das Gefäßmaterial auch in der A. pellucida sich in loco vom Mesoblast abspaltet, ebenso wie dies oben für die A. opaca ausführlich dargetan wurde. Und zwar trennt es sich daselbst von einem Mesoblast ab, der vom unterliegenden Entoblast vollständig geschieden ist. Es hat also „rein mesodermalen" Ursprung (vergl. auch p. 1216).

Für die kaudalen, zellenreicheren Gefäßanlagen (Umgebung des Primitivstreifens, Fig. 890 u. 893) ist dies leicht festzustellen, weil deren Entwickelung langsam abläuft. Man kann daher den Vorgang dort in allen seinen Stufen von den beginnenden Verdichtungen im Mesoblast bis zu der Ablösung der fertigen soliden Anlagen aus dieser Schicht verfolgen.

Vor dem Primitivstreifen dagegen ist der Nachweis schwieriger, weil die Gefäßanlagen hier zur Zeit ihrer Ablösung zellenärmer sind als hinten und sich daher erstens nicht so deutlich vom umgebenden Mesoblast unterscheiden lassen wie dort und zweitens sich rascher von ihrem Mutterboden abtrennen. Ist das letztere aber einmal geschehen und liegen sie frei zwischen den Keimblättern, dann läßt sich über ihre Herkunft nichts mehr aussagen. Sie machen, da sie sich dann meist stark abflachen, den Eindruck einwandernden Materials, das sich zwischen den Blättern durchzwängt (Fig. 891).

Nur wenn man sie zur Zeit ihres ersten Entstehens überrascht (Fig. 896 *g*), erkennt man, daß sie die nämlichen, für Gefäßanlagen so charakteristischen, ziemlich großkernigen Mesoblastverdichtungen und -verdickungen bilden, wie die Anlagen der A. opaca, mit denen sie auch durch alle Größenabstufungen verbunden sind. Sie liegen ferner ganz wie jene mit Vorliebe zwischen den Cölomlücken, entweder in noch ungespaltenem Mesoblast oder, wo die Spaltung bereits eingesetzt hat, in der Splanchnopleura. Erscheinen sie auf den Schnitten als Einzelzellen, dann kann man freilich ihre Gefäßzellennatur nur feststellen, wenn sie gerade in Ablösung vom Mesoblast begriffen sind.

So findet also beim Huhn statt des Einwachsens der Gefäßanlagen eine von der Peripherie des Keimwalles gegen den Embryo zu fortschreitende Differenzierung derselben aus dem Mesoblast statt, was mit den Beobachtungen an Selachiern übereinstimmt. Auch innerhalb des Embryo entstehen beim Huhn die Gefäßanlagen durch lokale Ausschaltung des Zellenmaterials aus dem Mesoblast, wovon ich mich bei der Herz- (Fig. 896 *hz*) sowie der Aortenbildung überzeugt habe.

Daß die einmal abgelösten Gefäßanlagen der A. opaca und pellucida sich sowohl in solidem Zustand durch Vermehrung ihrer Elemente als besonders während der späteren Lumenbildung durch Abflachung ihrer Zellen ausbreiten und dadurch sich mit getrennt angelegten Nachbarn verbinden können, wird niemand bezweifeln. Aber der über die ganze Gefäßzone sich ausbreitende Grundstock des Netzes wird nicht durch Auswachsen der ersten peripheren Anlagen hergestellt, sondern auf die oben angegebene Weise.

Der beschriebene eigentümliche Modus der Gefäßentwickelung kann leicht den Anschein des Einwachsens der Anlagen in den Embryo

erwecken, besonders wenn man ihn im Flächenbild ganzer Keimscheiben verfolgt, wie dies HIS hauptsächlich gethan hat. Solche Präparate gewähren eben in das Verhältnis der Gefäßzellenstränge zu den Keimblättern keinen Einblick. Eine weitere Quelle des Irrtums war die Untersuchung zu alter Stadien. HIS sowohl wie KÖLLIKER lassen die bereits hohlen Gefäße solide Sprossen treiben, vermittelst deren sie in den Embryo einwachsen sollen. Dieser Sprossungsvorgang entspricht nach KÖLLIKER der bekannten schon von SCHWANN und von ihm selbst beobachteten Gefäßbildung im Schwanze der Froschlarve und spielt bekanntlich auch in der Pathologie eine große Rolle. Ich kenne ihn an diesen Objekten nicht aus eigener Anschauung, was aber die A. pellucida des Huhnes anlangt, so behaupte ich, daß die „sprossenden Endothelröhren" nichts anderes sind als jene schon oben für Selachier beschriebenen Gefäßzellenzüge, welche in der Lumenbildung begriffen, d. h. partiell geöffnet sind. Da die Höhlung der Gefäße in der A. pellucida gewöhnlich centripetal fortschreitet (siehe oben), so werden die noch geschlossenen Teile der Stränge naturgemäß gegen den Embryo zu gerichtet sein und so „einwachsende Sprossen" der Endothelröhren vortäuschen. Es braucht nicht mehr besonders dargelegt zu werden, daß diese Bildungen Spätformen von Gefäßanlagen darstellen, welche über die Abstammung des Zellenmaterials keinen Aufschluß mehr gewähren können.

Ihre Vorläufer sind solide Zellenzüge, welche ihrerseits wieder von den zerstreuten Zellengruppen abstammen, die in noch früherer Zeit sich vom Mesoblast der A. pellucida ablösen (Fig. 896).

HIS verlegt zwar die Gefäßbildung in der A. pellucida auf die Zeit der „beginnenden Urwirbelbildung" (1900, p. 301), er meint aber damit ein Stadium von 7 Urwirbeln (l. c. p. 302, Fig. 91), welches in der A. opaca neben den Urwirbeln schon ein Netz von Hohlgefäßen hat und hiernach vermutlich noch etwas mehr als 7 Urwirbel besitzen wird.

TÜRSTIG (1884) kommt in einer sonst sehr sorgfältigen Bearbeitung der Aortenentwickelung des Kaninchens und Huhnes zu dem Resultat, daß der Rumpfteil der Aorta aus Gefäßsprossen entsteht, welche dem „Anschein" nach (l. c. p. 18) sich von der Peripherie vorgeschoben haben. Woher sie stammen, läßt er offen.

VIALETTON (1891, 1892) hat die Aortenbildung des Huhnes ebenfalls genau untersucht und schließt sich auf Grund des primären Zusammenhangs dieser Anlagen mit dem Gefäßnetz der A. vasculosa der Einwachsungslehre an, die er aber in etwas anderem Sinne auffaßt als HIS. Er nimmt im Anschluß an USKOW eine lokale Entstehung der Gefäßkeime aus dem Entoblast der A. opaca an, der anfänglich sehr nahe an den Embryo heranreicht. Die hier „ausgesäten" Keime brauchen nur ein wenig zu wachsen, um sich über die Embryonalanlage auszubreiten.

Historisches über die Bildung von Gefäßwand, -lumen und -inhalt. Die Kenntnis, daß die Gefäße der A. vasculosa des Hühnchens als solide Stränge sich anlegen, die nachträglich hohl werden, verdanken wir den Untersuchungen von REMAK, KÖLLIKER und HIS. Ueber die Entstehung der Blutzellen in diesen Anlagen war REMAK nicht ins klare gekommen, er neigte zu der Anschauung, daß sie sich von den Zellen der Gefäßwand abschnüren. KÖLLIKER hingegen hat schon im Jahre 1846 auf Grund von Beobachtungen über die Entwickelung des Herzens, die VOGT bei Corregonus und er selbst bei Sepia angestellt hatten, die Ansicht ausgesprochen, daß die solide Anlage der größeren Gefäße sich in Gefäßwand und Blut differenziere: durch „Verflüssigung" im Innern der soliden Massen tritt das Lumen auf, und eine Loslösung der centralen Zellen, welche zu Blutkörperchen werden, während die peripheren Zellen als Wand zurückbleiben. Später

hat dann KÖLLIKER (1879) diesen Entwickelungsmodus für die größeren Gefäße der Area vasculosa des Hühnchens genauer festgestellt und eine eingehende und korrekte Schilderung der Entwickelung der bluthaltigen Gefäßanlagen bei diesem Objekt gegeben. Seine Auffassung wurde zunächst von HIS und sodann im Laufe der Jahre von einer Reihe weiterer Embryologen bestätigt und kann heute als gesichert gelten.

Es mag daher genügen, die von anderen Seiten vertretenen Meinungen nur in aller Kürze zu würdigen. Die älteren Embryologen, wie PANDER, BAER und REICHERT hatten die Vorstellung, daß die Gefäße zuerst wandungslose Räume wären, die sich der Druck des cirkulierenden Blutes grabe. Die Gefäßwand werde erst sekundär aus der Umgebung gebildet. Dieser Anschauung verwandt ist diejenige GÖTTE's, nach welcher die Gefäßräume aus Lücken im Mesenchym (seinem „Bildungsgewebe") mechanisch durch Druck entstehen. Ein brauchbarer Rest jener älteren Auffassung wird noch heute vielfach, und, wie ich glaube, mit Recht, festgehalten, es ist dies die Vorstellung, daß an bestimmten Stellen blutleere Gefäße aus präformierten wandungslosen, plasmaführenden Rinnen, die nachträglich einen Endothelbelag erhalten, gebildet werden (vergl. oben Anamnier und s. auch Säugetiere).

Eine andere Gruppe von Forschern nimmt an, daß bestimmte Strecken des visceralen Mesoblastblattes sich in die Gefäßwand umwandeln. So lassen z. B. AFANASSIEFF (1868) für das Hühnchen und VÖLTZKOW in neuerer Zeit (1901) für das Krokodil durch Spaltung der Splanchnopleura die Gefäßräume entstehen. Nach DRASCH (1894) bildet dieses Blatt, indem es die Blutinseln umscheidet, ihre Endothelwand. Hier ist auch DISSE (1879) zu nennen, der die letztere durch partielle Verklebungen zwischen jenem Blatt und der blutgefäßbildenden Schicht (seiner „Gefäßplatte") zu stande kommen läßt. In allen diesen Fällen würden also Teile der schon vorhandenen embryonalen Blätter sich direkt in die Gefäßwand umbilden. Daß diese meiner Ansicht nach irrige Auffassung auch jetzt noch bei unserer so vervollkommneten Untersuchungstechnik Vertreter findet, zeigt, wie ungemein schwierig die Gefäßwandbildung überall da ist, wo sie mit der Cölombildung örtlich zusammentrifft. Ich betrachte daher auch die von mir oben gegebene Darstellung der Vorgänge beim Hühnchen, für deren Untersuchung mir nur kurze Zeit zur Verfügung stand, keineswegs als eine bis in's Detail abschließende.

Die bisher angeführten Autoren, so sehr sie im einzelnen in Bezug auf die Ableitung der Gefäßwand und des Gefäßlumens unter sich differieren, stimmen doch in dem einen Punkt überein, daß das Lumen zwischen den Zellen, also intercellulär, und die Wand aus den umgebenden intakt bleibenden Zellen hervorgehe. Im Gegensatz hierzu vertraten einige Forscher, so namentlich KLEIN und BALFOUR, eine intracelluläre Entstehung der Gefäße beim Huhn. In Anlehnung an die bekannten und zu ihrer Zeit vielfach bestätigten (durch VALENTIN, BRUCH, KÖLLIKER, STRICKER u. A.) Untersuchungen SCHWANN's über die intracelluläre Bildung von Gefäßkapillaren im Froschlarvenschwanz nehmen sie an, daß das Gefäßlumen im Innern der Zelle durch Verflüssigung des Protoplasmas entstehe und die Endothelwand aus dem peripheren Teil der Zelle. Aber nicht nur Wandzellen, sondern auch Blutkörperchen sollte die Mutterzelle liefern durch Teilung ihres Kerns. Es lag in der Natur der Sache, daß diese Ansicht nur durch Untersuchung der kleineren Gefäßanlagen, wie sie vornehmlich in der A. pellucida vorkommen, entstehen konnte. Hatte doch selbst KÖLLIKER für die kleinsten Gefäße, die „Kapillaren" („sekundäre Gefäßanlagen") eine Zeit lang an dem intracellulären Entstehungsmodus festgehalten. Indessen übertrug KLEIN seine Auffassung auch auf die großen blutbildenden Anlagen der A. opaca, und auch BALFOUR that anfänglich (1873) das Gleiche, kam aber später davon zurück. Heute ist die Annahme einer intracellulären Entstehung für die Gefäßbildung in der Area vasculosa verlassen.

3. Die ersten Gefäßbahnen in der Area vasculosa des Huhnes (primärer Dotterkreislauf).

Das indifferente Kapillarnetz, welches die Endothelröhren der A. vasculosa zuerst darstellen, besitzt beim Huhn eine besonders dichte, engmaschige Beschaffenheit. Aus ihm bilden sich frühzeitig die Gefäßstämme heraus, und zwar der einzelne Stamm nicht durch Ausweitung eines einzigen Endothelrohres, sondern dadurch, daß eine Anzahl sich ausdehnender Gefäßräume unter allmählicher Verdrängung der Zwischenräume konfluieren, wie dies oben schon an dem Beispiel

des Randsinus dargelegt wurde. Diesen Vorgang demonstrieren in übersichtlicher Weise die instruktiven Injektionspräparate der A. vasculosa, welche POPOFF (1894) in seinem schönen Atlas abgebildet und sorgfältig beschrieben hat. An den beistehenden, diesem Werke entnommenen Figuren 897 und 898 erkennt man deutlich, wie die Dottergefäßstämme aus bestimmten, wie es scheint von vornherein engmaschiger angelegten Streifen des Kapillarnetzes hervorgehen.

Die auf diese Weise entstehenden Gefäßzüge sind 1) ein venöser, bestehend aus dem Randsinus und den paarigen Dottervenen, 2) ein arterieller, die paarigen Dotterarterien (Vena und Art. vitellina = V. und A. omphalo-mesenterica).

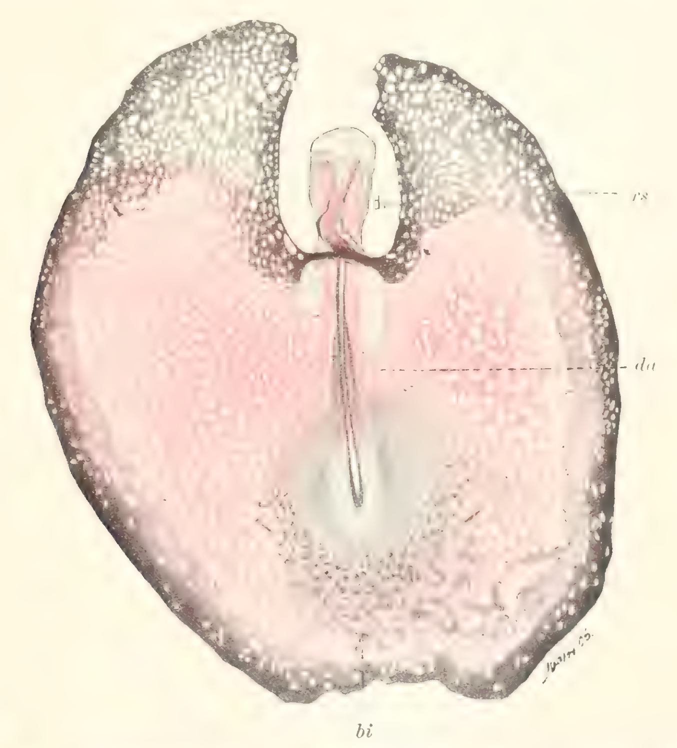


Fig. 897. Gefäßbezirk eines Hühnerblastoderm von 45 Stunden. Nach POPOFF. Injektionspräparat. Arterien rot, Venen, schwarz. *rs* Randsinus. *dv* Dottervene. *da* Dotterarterie. *bi* Blutinseln, die noch nicht vollständig gehöhlt.

1) Die (primäre) venöse Dottergefäßbahn. Die Bildung des Sinus terminalis wurde schon auf p. 1234 erledigt. Der dortigen Beschreibung sei hier nur beigefügt, daß der Sinus sich zuerst am Seitenrande des Blastoderms anlegt. Dem entspricht die aus Fig. 897 ersichtliche Thatsache, daß er daselbst auch zuerst zur Vollendung gelangt. Zuletzt bildet er sich selbstverständlich am vorwachsenden Vorderrande des A. vasculosa aus.

Die Dottervene. Daß das Zellenmaterial für den Stamm dieses Gefäßes zusammen mit der ersten Anlage des Herzens als frühester embryonaler Gefäßzug sich anlegt, wurde oben (p. 1236) beschrieben.

Es stellt dieses Gefäß der Amnioten, wie sein Homologon, die primäre vordere Dottervene der Selachier (p. 1115) die ursprüngliche und einzige Fortsetzung des Herzens dar, die somit anfänglich nicht der Embryonalanlage des meroblastischen Eies angehört, sondern von ihr auf den Dotter hinauszieht. Auf dem Dotter biegt die Vene beim Huhn, ebenso wie bei Selachiern und Reptilien, nach vorne, indem sie an der Grenze der Gefäßzone und des den Kopf umgebenden gefäßfreien Abschnittes des Blastoderms entlang verläuft (Fig. 894, 897 u. 898). Aber an ihrem distalen Ende verhält sie sich anders als bei den genannten Wirbeltieren, insofern sie zunächst nicht

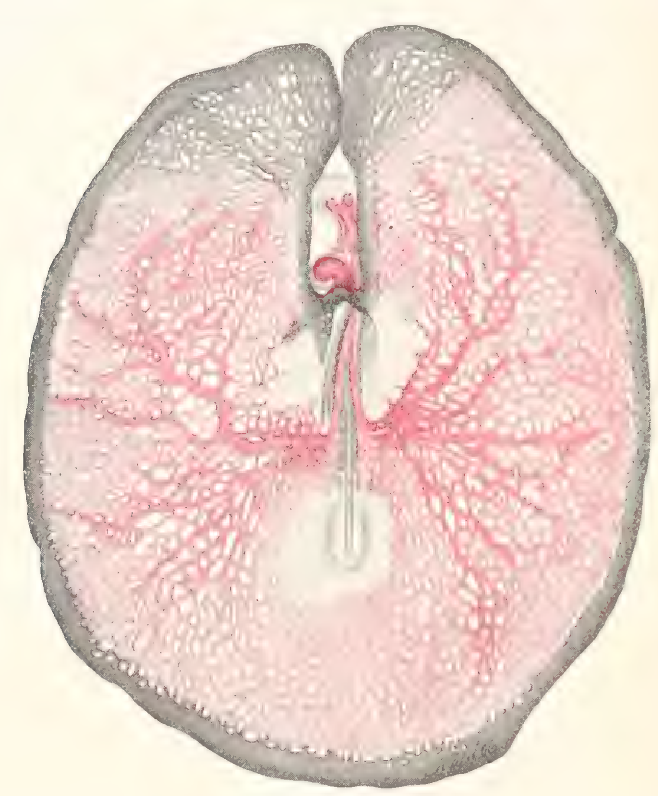


Fig. 898. Gefäßbezirk eines Hühnerblastoderm von 53 Stunden. Nach Popoff. Injektionspräparat. Arterien rot, Venen schwarz.

mit der Dottervene der anderen Seite zu einem inneren Venenring zusammenfließt, sondern jederseits an der vorderen Ecke der A. vasculosa in den Randsinus ihrer Seite einbiegt, so daß der gefäßfreie Kopfabschnitt des Blastoderms sich nach vorne zwischen den beiderseitigen Venen eröffnet (Fig. 894 u. 897). Die Ursache dieser Differenz hängt offenbar damit zusammen, daß beim Vogel die vorwachsenden vorderen Zipfel der Gefäßzone vor dem Kopfe sehr spät zur Vereinigung gelangen, später als beim Reptil (Gecko, Lacerta). Da nun andererseits der Randsinus früher entsteht als beim Reptil, also schon vor dem Schluß der Gefäßzone

gebildet ist, so wird sich zuerst jede der beiden Dottervenen mit der zugehörigen Hälfte dieses Gefäßes in Verbindung setzen können. Die spätere Vereinigung der Gefäßhofzipfel vor dem Kopf (Fig. 898) geschieht dann selbstverständlich in der Weise, daß nicht das beiderseitige Kapillarnetz, wie beim Reptil, sondern die beiderseitigen Venen konfluieren. Es wird also das Stadium der zwei durch das Kapillarnetz getrennten Venenringe des Blastoderms, das bei Reptilien in Uebereinstimmung mit den Selachiern noch zur Ausbildung gelangt beim Huhn übersprungen und gleich von vornherein zwischen diesen beiden Venen jene Verbindung hergestellt, die bei Reptilien erst sekundär aus dem zwischen den Ringen befindlichen Netz hervorgeht.

SEMON (1894) faßt umgekehrt den vorne offenen Gefäßhof des Huhnes mit seinen getrennt in den Randsinus umbiegenden Venae vitellinae als die ursprüngliche, den Sauropsiden zukommende Anordnung auf und den ringförmigen Schluß als etwas Sekundäres, was ich aus den dargelegten vergleichend-embryologischen Gründen nicht gelten lassen kann.

Ist die mediane Vereinigung zwischen den beiderseitigen, gleich stark angelegten Venen zu stande gekommen, so bildet sich die rechte Vene zurück. Beim Reptil wird sie von vornherein schwächer angelegt (p. 1200).

POPOFF macht darauf aufmerksam, daß die Art und Zeit der Verschmelzung der 2 Dottervenen sehr variiert. Er betont gegenüber früheren Forschern, daß es stets die rechte ist, welche der Rückbildung anheimfällt. Aus seiner Fig. 3 (l. c.) geht ferner hervor, daß die Vereinigung der beiden vorderen Gefäßhofzipfel schon eintreten kann, während die vordere Dottervene noch durch ein Kapillarnetz von der Randsinusanlage getrennt ist, was ich aus eigener Beobachtung bestätigen kann und als ein primitives, an die Reptilien anklingendes Verhalten auffassen muß.

2) Die arterielle Dottergefäßbahn. An Stelle der zahlreichen Dotterarterien, welche bei Reptilien als quere Seitenäste der Rumpfaorta in die A. vasculosa verlaufen, kommt beim Huhn jederseits nur ein einziges, entsprechend kräftigeres Gefäß zur Ausbildung. Der Stamm desselben geht, etwas später als derjenige der Dottervene, aus einem ebenfalls kleinmaschigen (POPOFF) Teil des Kapillarnetzes hervor, welcher in der hinteren Urwirbelregion den kaudalen, zuletzt gebildeten Abschnitt der Aorta seitlich mit der A. vasculosa verbindet. Fig. 897 zeigt die Anlage des Stammes in ihrem ursprünglichen netzförmigen Zustand, während in den älteren Stadien der Fig. 894 mit 18 Urwirbeln und der Fig. 898 bereits das neu gebildete Arterienstück vorliegt, das aber noch Reste des Netzes enthält. Peripher davon haben sich bereits die Zweige der Arterie aus dem weitmaschigen Kapillarnetz des Innern der A. vasculosa herausdifferenziert.

Untersucht man die vor der Anlage des Dotterarterienstammes gelegene Rumpfstrecke, so trifft man auf ein Verhalten, welches sich an das der Reptilien anschließt. Schon von HIS (1868) und später von TÜRSTIG (1884) und VIALLETON (1891/92) wurden im Rumpf des Hühnchenembryos Gefäßzüge beschrieben, die quer von der A. vasculosa zur Aorta ziehen und nach der Meinung dieser Forscher die Rumpfaorta bilden sollen (p. 1239). Diese Anlagen beginnen nach meinen Beobachtungen vorne in der Gegend ungefähr des 3. Urwirbels als vergängliche Zellenketten, die es nicht einmal zur Bildung von Endothelröhren bringen. Erst einige Urwirbel weiter rückwärts

kommen hohle Quergefäße zur Ausbildung, von denen in Fig. 897 auf der rechten Seite des Embryo (links in der Figur) etwa 4 Stück in injiziertem Zustand zu sehen sind. Noch weiter kaudal gehen diese Quergefäßanlagen, indem sie weiter werden und zahlreichere Anastomosen bilden, allmählich in dem oben beschriebenen Netz auf, welches die Grundlage für den Dotterarterienstamm liefert. Dieses Netz selbst muß also seiner Lage und Verbindung nach, und namentlich wegen der gleichen Beziehungen, die es zur Aortenanlage hat, als ein Komplex von Quergefäßen aufgefaßt werden (als homodynam einer Anzahl solcher Gefäße), die sich von den vor ihnen gelegenen dadurch unterscheiden, daß sie die Tendenz zur Verschmelzung zu einem größeren Gefäßstamm (Dotterarterie) durch überaus reichliche Anastomosenbildung kundgeben.

So haben wir beim Huhn wenigstens in der ersten Anlage in ziemlich beträchtlicher Ausdehnung die nämlichen Quergefäße der Rumpfaorta vor uns, wie bei Reptilien, jene uralten schon beim Amphioxus vorhandenen und bei Selachiern frühzeitig auftretenden Verbindungsgefäße zwischen der Aorta und dem Längsvenenstamm, die schon bei den niedersten Wirbeltieren Netzbildung zeigen. Gegenüber den Reptilien sind sie beim Huhn vorne rudimentär, die vordersten in dem Grade, daß sie nicht einmal Endothelröhren mehr liefern. Erst etwa vom 12.—14. Urwirbel an treten sie zum „Dotterarterienstamm" zusammen, um eine dauernde Verbindung zwischen der Aorta und der A. vasculosa herzustellen.

Aber auch in den Bereich der letzteren Anlage setzt sich die kaudal fortschreitende Rückbildung möglicherweise noch fort. Es erfährt nämlich der Dotterarterienstamm im Verlauf der Weiterentwickelung eine Rückwärtsverlagerung gegenüber den Urwirbeln, für welche anfänglich, solange er netzförmig ist, die Möglichkeit einer Wiederauflösung an seinem vorderen und eines Anbaues an seinem hinteren Ende in Betracht zu ziehen ist.

Schließlich treten auch kaudal von dem schon fertigen Dotterarterienstamm noch weitere Quergefäße beim Huhn auf, wie den Injektionsbildern Popoff's zu entnehmen ist.

V. Säugetiere.

Von **Rückert**.

Die Entstehung des Blutes und der frühesten Gefäße der Säugetiere stimmt mit derjenigen der Sauropsiden erstens in dem einen Kardinalpunkt überein, daß sie außerhalb des Embryo, auf dem Dottersack (Nabelblase) geschieht. Und zweitens gleicht sie ihr darin, daß die Wand des Dottersackes, da, wo auf ihr die A. vasculosa zur Entwickelung gelangt, vom Mesoblast überkleidet ist. Dieser extraembryonale oder periphere Abschnitt des mittleren Keimblattes kommt somit neben dem Entoblast für die erste Gefäßbildung in Betracht, weshalb wir zunächst mit seiner Entstehung uns etwas näher befassen müssen.

1. Die Entstehung des peripheren Mesoblast.

Wie bei den Sauropsiden, so bildet auch bei den Säugetieren der periphere Mesoblast in einer bestimmten Zeit seiner Entwickelung einen die Embryonalanlage allseitig umschließenden ringförmigen Streifen, den Mesoblasthof (Fig. 902 *pm*), oder, wie man ihn mit

Rücksicht auf die in ihm später zur Ausbildung kommenden Gefäße nennen kann, den Gefäßhof.

Da die Zone infolge ihres Mesoblastgehaltes durch ihre weniger durchsichtige Beschaffenheit auffällt, so wird sie auch als A. opaca (KÖLLIKER) bezeichnet. Sie ist aber selbstverständlich der durch den Keimwall bedingten gleichnamigen Area des Sauropsideneies nicht ohne weiteres vergleichbar, weshalb für sie der Name „Mesoblasthof" (BONNET) den Vorzug verdient. Dabei ist jedoch im Auge zu behalten, daß der dunkle Hof der Säugetierkeimblase nicht allein durch den Mesoblast, sondern auch durch eine Verdickung des Ektoblast (Ektoplacenta) hervorgerufen werden kann (z. B. Kaninchen, Hund, VAN BENEDEN und JULIN, BONNET).

Das Zustandekommen des Mesoblastringes hat durch KÖLLIKER (1882) und durch VAN BENEDEN und JULIN (1884) für das Kaninchen eine genaue und im wesentlichen übereinstimmende Darstellung gefunden. Fig. 899 zeigt uns nach KÖLLIKER das Anfangsstadium dieses

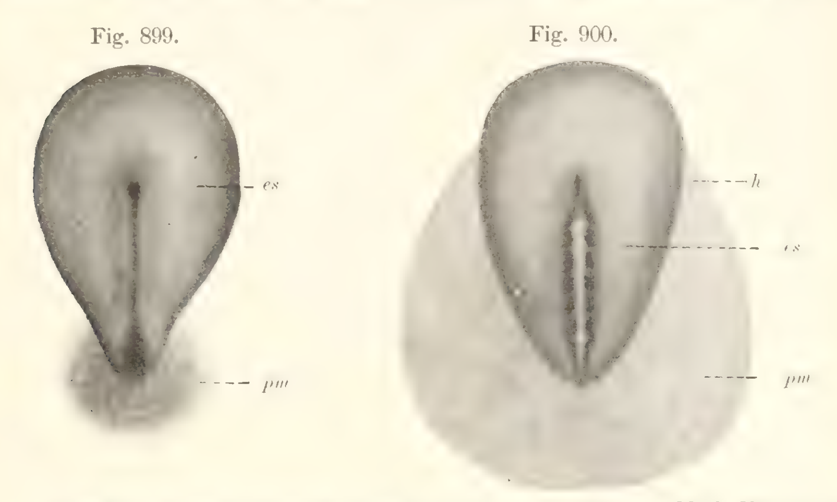


Fig. 899. Area embryonalis eines Kaninchens von 7 Tagen. Nach KÖLLIKER. Vergr. 28:1. *es* Embryonalschild. *pm* peripherer Mesoblast.

Fig. 900. Area embryonalis eines Kaninchens von 7 Tagen. Nach KÖLLIKER. Vergr. 22:1. *es* Embryonalschild. *pm* peripherer Mesoblast. *h* Horn des Mesoblasthofes.

Vorganges. Es ist hier die allererste Anlage des mittleren Keimblattes aufgetreten als eine vom kaudalen Abschnitt des Primitivstreifens ausgehende Zellenausbreitung, welche die Grenze des schmalen hinteren Schildendes sofort überschritten und in die angrenzende Area extraembryonalis, besonders in der Richtung nach rückwärts, eingedrungen ist (*pm*). Indem nun die Mesoblastproliferation am Primitivstreifen immer weiter kranial vorrückt und schließlich auf dessen Kopffortsatz übergreift, breitet sich das mittlere Blatt nicht nur innerhalb des Schildes, sondern zugleich auch außerhalb desselben, seinen Seitenrändern entlang, nach vorn aus (Fig. 900). Da gleichzeitig der zuerst entstandene kaudale Teil des peripheren Mesoblast weiter über die Keimblase sich ausgedehnt hat, bildet der gesamte Mesoblasthof jetzt eine den birnförmigen Embryonalschild von hinten umfassende Sichelfigur, die hinten breit ist und nach vorn sich jederseits zuspitzt. Die Hörner des sichelförmigen Hofes umwachsen sodann das Vorderende des Schildes, wobei sie einen schmalen, bogenförmig verlaufenden

mesoblastfreien Streifen vor dem Schilde (Proamniosfeld) fei lassen. In Fig. 901 nach Van Beneden ist auf der linken Seite dieses Verhalten der Mesoblasthörner (*h*) zum Vorderrand des Schildes (*es*) und der mesoblastfreien Zone (*mf*) dargestellt.

Schließlich gelangen die beiden Hörner vor dem Schilde schmal zur Vereinigung, womit der Mesoblasthof zum Ring geschlossen ist (Fig. 902). In ihm liegt excentrisch nach vorn verschoben der Embryonalschild, eine Anordnung, die noch in späterer Zeit, nachdem der Mesoblasthof längst in eine Area vasculosa mit Hohlgefäßen sich

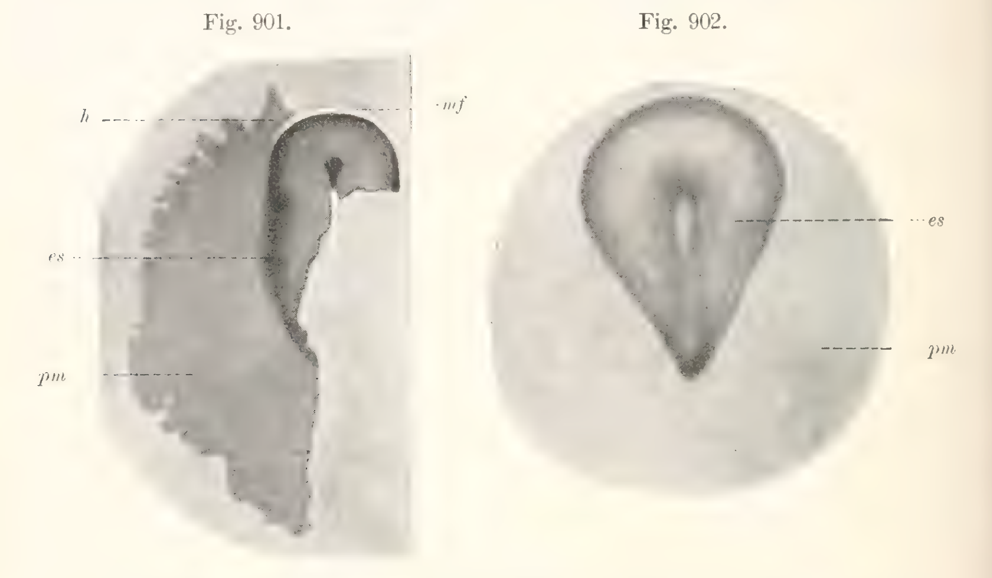


Fig. 901. Blastoderm eines Kaninchens von 7 Tagen, $11^1/_2$ Stunden. Rechts und in der Mitte ist der Entoblast durch Wegnahme der übrigen Keimblätter isoliert bis auf den vorderen Abschnitt des Schildes, in diesem die Chordaanlage. Links ist der Schild (*es*) von der Zone des peripheren Mesoblast (*pm*) umgeben. Die letztere endet vorn zugespitzt als Horn (*h*). *mf* Proamnionsfeld. Nach Van Beneden und Julin.

Fig. 902. Area embryonalis vom Kaninchen. Nach Kölliker. Vergr. 23:1. *es* Embryonalschild. *pm* peripherer Mesoblast.

umgewandelt hat, beibehalten wird. Es ist dies aus Fig. 904 ersichtlich. Nur hat hier die mesoblastfreie Zone (*mf*) inzwischen an Ausdehnung beträchtlich zugenommen.

Diese Art der Ausbreitung des peripheren Mesoblast ist, wie man sieht, im wesentlichen vollkommen die nämliche wie die oben für Sauropsiden geschilderte. Ein Blick auf die Flächenbilder von Gecko (Fig. 844, 848, 849, 856) läßt dies schon erkennen.

Nicht bei allen Säugetieren entwickelt sich der periphere Mesoblast in der angegebenen Weise von hinten nach vorn. So hat Bonnet (1884) gefunden, daß er beim Schaf von vornherein als allseitig geschlossener (elliptischer) Ring auftritt, ein Verhalten, das in Hinsicht auf die Reptilien als eine sekundäre Abänderung des ursprünglichen Entwickelungsganges aufgefaßt werden muß.

Ueber die Abstammung des peripheren Mesoblast sind, wie beim Hühnchen, so auch bei den Säugetieren die Ansichten der Forscher

geteilt. Die einen, vor Allen wiederum KÖLLIKER (für das Kaninchen), dann VAN BENEDEN und JULIN (Kaninchen), FLEISCHMANN (Katze), KEIBEL (Kaninchen, Meerschweinchen, Schwein, Schaf, 1894), SELENKA (Opossum), VAN DER STRICHT (Kaninchen und Fledermaus) betrachten denselben als einen über den Schild frei hinauswachsenden Teil des axialen Mesoblast und führen sein Material dementsprechend allein auf den Primitivstreifen zurück.

Unter den Vertretern der gegnerischen Ansicht ist zunächst BONNET (1884, 1889) zu nennen, der die Entstehung des peripheren Mesoblast beim Schaf eingehend untersucht hat. Er läßt diesen Teil des mittleren Blattes unabhängig vom Primitivstreifenmesoblast (axialem Mesoblast) aus einer „wallartigen“ Verdickung des Entoblast hervorgehen, die ringförmig in der Peripherie des Schildes, d. h. am Rand des Darmentoblast verläuft. Von dieser Ursprungsstelle aus soll er sich erstens — was für uns nicht weiter in Betracht kommt — centripetal unter den Schild vorschieben, um mit dem axialen Mesoblast zu verschmelzen, und zweitens breitet er sich peripher über die Keimblase aus. BONNET bezeichnet diesen Mesoblast auch als „entoblastogenen“ im Gegensatz zu dem vom Primitivknoten stammenden „ektoblastogenen“.

In einem wesentlichen Punkt schließt sich an BONNET's Angaben die Beschreibung an, welche HUBRECHT (1890) von der Entstehung des peripheren Mesoblast bei dem Insectivoren Sorex giebt. Nach dieser ebenfalls sehr beachtenswerten Untersuchung geht der Mesoblast zuerst vom Primitivstreifen aus und dringt von da nach hinten und seitlich über den Schild hinaus, wie es für die meisten übrigen Säugetiere (s. oben) angenommen wird. In der Area extraembryonalis aber trifft er auf eine vorher gebildete ringförmige, den Schildrand allseitig umgebende Entoblastverdickung und erhält von ihr einen Zuschuß an Material. Mit Recht stellt HUBRECHT diese ringförmige Mesoblastbildungszone des unteren Keimblattes bei Sorex mit der von BONNET beim Schaf aufgefundenen in Parallele. Die Entstehung des peripheren Mesoblast der Spitzmaus weicht sonach nur darin von derjenigen beim Schafe ab, daß sie in Anlehnung an die Verhältnisse der meisten übrigen Säugetiere ihren Ausgang vom Primitivstreifen nimmt und daher keine rein entodermale ist. Indessen ist der Gegensatz kein so tief greifender, als es auf den ersten Blick den Anschein hat, denn BONNET läßt für sein Objekt die Möglichkeit einer „centrifugalen Verschiebung“ von Primitivstreifenmaterial über den Schildrand hinaus zu und betrachtet seinen Entoblastwall dementsprechend nicht als die einzige, sondern nur als hauptsächliche Bildungsstätte des peripheren Mesoblast.

Immerhin bleibt es ein beachtenswerter Unterschied, daß die entodermale Mesoblastbildung beim Huhn durch ihr frühzeitiges ringförmiges Auftreten als ein selbständiger Vorgang so in den Vordergrund tritt. Es muß dieses Verhalten, wenn es auch meiner Ansicht nach durch die Befunde HUBRECHT's von dem der übrigen Säugetiere sich ableiten läßt, doch als eine Besonderheit des Schafeies betrachtet werden. Das letztere entspricht auch der Auffassung von BONNET selbst. Er weist den Angriff, welchen FLEISCHMANN auf Grund der Untersuchung von Carnivoren gegen seinen entoblastogenen Mesoblast gerichtet hat, mit dem Einwand zurück, daß die Befunde bei der Katze durchaus keinen Rückschluß auf das Schaf gestatten, weil die einzelnen Säuge-

tiertypen in ihrer Entwickelung auch sonst beträchtlich voneinander abweichen (z. B. Verhalten der Rauber'schen Deckschicht, der Allantois, des Amnios u. a.) Daß der periphere Mesoblast der Säugetiere gleichfalls dieser Variabilität unterliegt (vergl. unten seine Entstehung bei Tarsius spectrum), darf, wie auch mir scheinen will, nicht befremden, wenn man bedenkt, wie mannigfaltig das Verhalten der späteren A. vasculosa auf der rückgebildeten Nabelblase in Zusammenhang mit den verschiedenen Placentarbildungen bei den Säugetieren sich gestaltet gegenüber dem einförmigen Sauropsidendottersack mit seinem stereotypen Gefäßüberzug.

Nach diesen, das periphere Mesoderm speciell berücksichtigenden Arbeiten Bonnet's und Hubrecht's kommen die übrigen Litteraturangaben, die sich auf eine entodermale Mesoblastbildung der Säugetiere beziehen, hier erst an zweiter Stelle in Betracht. Doch sei erwähnt, daß Robinson (1892) bei der Maus den Mesoblast teils aus dem Primitivstreifen, teils aus dem Entoblast und zwar auch dem extraembryonalen Bestandteil des letzteren hervorgehen läßt. Hingegen darf Heape (1883) nicht ohne weiteres hierher gerechnet werden, denn er giebt ausdrücklich an (l. c. p. 432), daß beim Maulwurf der Primitivstreifenmesoblast frei über den Schild in die Area extraembryonalis hinauswachse. Nur für den Mesoblast im Bereich des Kopffortsatzes nimmt Heape eine Entstehung vom Entoblast an, worin ihm Hubrecht (1888), ebenfalls für den Maulwurf, zustimmt.

Duval sieht in der Mesoblastentwickelung der Maus (1889—92) und der Fledermaus (1895) eine Bestätigung der von ihm für das Huhn vertretenen Ansicht, von dem entodermalen Ursprung des Blutes. Aus seiner ausführlichen Beschreibung geht aber hervor, daß auch er den im Schilde entodermal entstandenen Mesoblast bei der Fledermaus frei über die Nabelblase auswachsen läßt.

Wenn wir nun versuchen, die Litteraturangaben über den peripheren Mesoblast der Säugetiere zu den oben beschriebenen Befunden bei den Sauropsiden in Beziehung zu setzen, so können wir zunächst die Thatsache als gesichert betrachten, daß der in Rede stehende Abschnitt des mittleren Keimblattes in beiden Gruppen der Amnioten seinen Ausgang vom Primitivstreifen nimmt.

Wenn das Schaf in dieser Hinsicht eine Ausnahme macht, so läßt sich dieselbe aus den gleich zu besprechenden Beziehungen, die der blutbildende Mesoblast vieler Säugetiere zum unteren Keimblatt besitzt, vielleicht ableiten.

Ferner ist für eine Anzahl genau untersuchter Säugetiereier festgestellt, daß der periphere Mesoblast zuerst hinter dem Schild auftritt (s. Fig. 899), um von da dem Rande des letzteren entlang sich nach vorn auszubreiten (Fig. 900—902).

Wenn dies aber der Fall ist, dann erscheint es berechtigt, den zuerst gebildeten kaudalen Abschnitt des blutbildenden Mesoblast wie bei den Sauropsiden von einer der ventralen Blastoporuslippe entsprechenden, im hinteren Bereich des Primitivstreifens zu suchenden Stelle abzuleiten, ihn also als ventralen Mesoblast aufzufassen. Es sei hier auf die Darlegungen von p. 1195 und p. 1209 und auf Schemata Fig. 867 und 879 verwiesen.

Von dieser ersten kaudalen Ursprungsstätte aus breitet sich ferner der periphere blutbildende Mesoblast bei den Säugetieren genau so wie bei den Sauropsiden am Seitenrand des Schildes nach vorne aus, wobei sich Beziehungen zum unteren Keimblatt geltend machen, welche den für Reptilien (Saurier) beschriebenen vergleichbar sind.

Was diesen Punkt anlangt, so wurde oben (p. 1180) die Thatsache festgestellt, daß bei jenen Reptilien, deren Blutanlagen nicht auf dem Keimwall, sondern auf dem dünnen, dotterarmen Entoblast der A. pellucida sich entwickeln, ein verdickter dotterhal-

tiger Streifen von Ringform unterhalb der Blutanlagen zur Ausbildung gelangt (Lacertilier und wahrscheinlich Schlangen). Ich glaubte, die Bedeutung des Vorganges darin suchen zu müssen, daß derselbe einen Ersatz für die zur Blutbildung notwendige Keimwallformation liefert. Damit war, da auch die Anamnier ihr Blut auf dem Dotter bilden, ein einheitliches Verhalten aller Cranioten bis einschließlich zu den Sauropsiden festgestellt. Ich war nun sehr gespannt, ob die Säugetiere, deren Blut auf der dotterlosen Nabelblase entsteht, allein eine Ausnahme von der Regel machen, oder ob sich vielleicht auch bei ihnen Anklänge an das Verhalten der übrigen Cranioten, speciell der Saurier finden würden. Bei Durchsicht der Litteratur ergab sich nun, daß in der That bei einem Teil der Säugetiere eine dem verdickten Entoblastring der Saurier entsprechende Bildung bereits beschrieben ist. Es ist dies der Entoblastwall beim Schaf (BONNET) und bei der Spitzmaus (HUBRECHT). Die Ringform desselben und namentlich seine Lage am Schildrand und unterhalb des Randes des Mesoblast, d. h. unter dem in erster Entstehung begriffenen peripheren Mesoblast, läßt kaum einen Zweifel, daß er mit der Entoblastverdickung der Saurier identisch ist. Die von HUBRECHT abgebildeten Schnitte (besonders Fig. 51 und dann Fig. 67 bis 69 l. c.) zeigen eine weitgehende Uebereinstimmung mit denen von Platydactylus, so daß man versucht ist, die auf der Entoblastverdickung ruhende Mesoblastzellenansammlung bei Sorex direkt mit den jungen Blutinseln von Gecko zu vergleichen.

Eine solche ringförmige Entoblastwucherungszone, die, wie bei Sorex, sich an eine unter dem vorderen Abschnitt des Schildes gelegene, ebenso gebaute Entoblastplatte („protochordale Platte") anschließt, fand HUBRECHT (1902) auch bei Tarsius spectrum vor. Er betrachtet sie auch hier als einen Wucherungsherd für Mesoblast, und zwar insbesondere für das Blut- und Gefäßmaterial der Nabelblase.

Auch in der Gefäßzone der Fledermaus tritt nach V. D. STRICHT eine Verdickung des Entoblast auf, indem die Zellen voluminös werden, kubisch und cylindrisch, sich mit Osmiumgemischen „tiefbraun färben" und zuweilen „Fettkörner" als Inhalt hervortreten lassen. Auf Grund einer ausführlichen Beschreibung des histologischen Verhaltens des Entoblast und seiner Umgebung kommt VAN DER STRICHT zu dem Schluß, daß derselbe nach Art einer Drüse funktioniere und dem mittleren Blatt, insbesondere dem Blut, Nährmaterial liefere. Ebenso giebt der gleiche Autor (1895) an, daß beim Kaninchen die Entoblastzellen unter den Blutanlagen höher werden und mit ihnen in innigen Kontakt geraten.

Ob die in Rede stehende Bildung, die offenbar bei den Säugetieren weit verbreitet ist, ihnen allgemein zukommt, läßt sich bis jetzt noch nicht übersehen. Sicher ist, daß sie bei manchen Arten nur in rudimentärer Form auftritt, so bei der Katze und beim Hund (FLEISCHMANN und BONNET).

Auch darüber läßt sich vorerst kein abschließendes Urteil fällen, ob die Einrichtung bei den Säugetieren nur die Bedeutung einer Stoff- oder die einer Zellenabgabe an den blutbildenden Mesoblast besitzt. Die Beobachtungen von BONNET und HUBRECHT an Schaf, Sorex und Tarsius lassen sich in dem Sinne deuten, daß hier der periphere Mesoblast unter Delamination vom Entoblast sich ausbreitet

wie das beim Vogel und — zum mindesten im vordersten Abschnitt des Gefäßhofes — auch beim Gecko der Fall ist. Aber verallgemeinern läßt sich dieser von der ventralen Mesoblastbildung der Anamnier abzuleitende Modus für die Säugetiere vorerst noch nicht. Dem stehen die gegenteiligen Angaben zahlreicher sorgfältiger Untersucher entgegen, unter anderem diejenigen Bonnet's selbst, nach welchen beim Hund im Gegensatze zum Schaf ein entoblastogener Mesoblast nicht existiert (1897—1901).

Sehr merkwürdig und für die Variabilität der frühen Säugetierentwickelung sehr bezeichnend sind die Beobachtungen Hubrecht's (1902) über die Entstehung eines großen extraembryonalen Cöloms, welches bei Tarsius spectrum den von der kleinen Nabelblase nicht eingenommenen Raum der Keimblase erfüllt. Das Material für diese „Mesoblastblase" sproßt aus dem hinteren Ende des Ektodermschildes ungemein frühzeitig hervor, als erste Mesoblastwucherung des Eies, ferner in einer Form, welche an die Entstehung des ventralen Mesoblast der Amphibien erinnert. Hubrecht faßt denn auch diese Mesoblastwucherung bei Tarsius als Homologon des „ventralen Mesoblast" der Amphibien auf, von dem er ihn direkt, mit Uebergehung der Reptilien und der niederen Säugetiere, ableitet, ein etwas kühner Sprung, der aber Hubrecht's Anschauungen über den Stammbaum der Primaten entspricht. Nach seiner Darstellung würde hier ein ventraler Mesoblast von überraschend ursprünglicher Eigenschaft bei einer Säugetierform, die noch dazu eine hochstehende ist, vorliegen. Aber dieser Mesoblast würde nur die Wand eines extraembryonalen Cöloms liefern und nicht das Blut auf der Nabelblase. Das letztere geht vielmehr bei Tarsius aus einer anderen Quelle hervor, aus einem Mesoblast, der dem wiederholt erwähnten Entoblastring seine Entstehung verdankt. Diese Beobachtungen und Deutungen Hubrecht's lassen sich mit der hier vertretenen Auffassung von der Blutbildung durch den ventralen Mesoblast nur dann vereinigen, wenn man annimmt, daß der letztere bei Tarsius in Zusammenhang mit der eigentümlichen, frühzeitigen Ausbildung einer großen, neben der kleinen Nabelblase gelegenen extraembryonalen Leibeshöhle in zwei getrennten Bestandteilen auftritt, von denen der eine, rein cölombildende, vom Entoblast ganz unabhängig ist („ventraler Mesoblast" Hubrecht's), während der andere blutbildende mit ihm zusammenhängt (Mesoblast des Entodermringes).

Von den durch ihn gefundenen mehrfachen Mesoblastquellen bei Säugetieren ausgehend, gelangt Hubrecht dazu, den Begriff des mittleren Keimblattes im Anschluß an Kleinenberg vollständig aufzugeben. Da ich meinerseits ebenfalls eine teilweise Delamination des mittleren vom unteren Keimblatt an den von mir untersuchten Objekten annehmen muß, halte ich es nicht für überflüssig, auszusprechen, daß ich darin keine Nötigung erblicke, an der bei Wirbeltieren so ersichtlichen Einheitlichkeit des Mesoblast zu rütteln, sondern daran festhalte, daß derselbe ein, wenn auch den primären Blättern nicht völlig gleichwertiges, Keimblatt darstellt.

Nur zu einer anderen Einteilung, als der bisher üblichen, durch Rabl's Mesodermtheorie begründeten, veranlassen mich die vorstehenden Untersuchungen. Man muß am Mesoblast zwei Abschnitte unterscheiden, einen **dorsalen** (axialen) und

einen **ventralen** (peripheren). Der dorsale umfaßt den ganzen „gastralen“ Mesoblast RABL's und von seinem „peristomalen“ den von der dorsalen Urmundlippe stammenden Anteil. Diese beiden Bestandteile des dorsalen Mesoblast lassen sich nicht trennen, denn der letztere stellt nur eine Neubildungszone für den ersteren dar und produziert im wesentlichen das Gleiche wie er. Der ventrale Mesoblast dagegen, der von der gleichnamigen Blastoporuslippe bezw. einem ihr korrespondierenden Gebiet des Primitivstreifens ausgeht, entspricht einem Teil des „peristomalen“ RABL's, hat aber in der bisherigen Einteilung des Blattes nur wenig Berücksichtigung gefunden, sondern war sozusagen unter den Tisch gefallen. Er ist im Gegensatz zum dorsalen durchweg unpaar. Genetisch zeichnet er sich nicht nur durch seinen Ursprung von der ventralen Blastoporuslippe aus, sondern auch durch seine mehr oder wenig innigen Beziehungen zum ventralen dotterhaltigen Entoblast, wobei indessen noch festzustellen ist, inwieweit der über das Ei herabwachsende Teil des dorsalen Mesoblast holoblastischer dotterhaltiger Anamniereier (Cyclostomen, Amphibien) sich ebenfalls durch Delamination vom Entoblast ergänzt. Ferner sind die beiden Mesoblastabschnite namentlich in Hinsicht auf ihre Produkte zu unterscheiden. Der ventrale Mesoblast liefert vor allem das Blut und hat auch die Herstellung der in seinen Bereich entfallenden leeren Gefäß- und Cölomwandabschnitte übernommen, während der dorsale die übrigen Mesodermderivate erzeugt. Ob sich bei den Amnioten die Blutbildung insoweit rein erhalten hat, daß auch der später auftretende vordere und schwächere Anteil der Blutanlagen von einem nach vorne (unter Delamination vom Entoblast) sich ausbreitenden ventralen Mesoblast seinen Ursprung nimmt, bedarf noch des Nachweises, ist aber nach den Befunden bei Sauropsiden nicht unwahrscheinlich. Endlich läßt sich der ventrale Mesoblast auch phylogenetisch vom dorsalen trennen, denn er ist später als dieser, offenbar in Zusammenhang mit dem Auftreten des Blutes bei den Wirbeltieren ausgebildet worden. Er fehlt dem Amphioxus, der nur dorsalen Mesoblast besitzt, und tritt, wenn nicht schon bei den Cylostomen(?), so sicher bei den Gnathostomen auf, um sich bis zu den Amnioten hinauf zu erhalten.

2. Das Auftreten der ersten Blut- und Gefäßanlagen.

Nach dieser ausführlichen Behandlung der peripheren Mesoblastbildung können die Vorgänge, welche direkt zur Herstellung des Blutes und der Gefäße auf dem Dottersack der Säugetiere führen, kürzer dargestellt werden, um so mehr, als dieselben bisher nur von wenig Forschern genauer untersucht worden sind. Hier ist wieder an erster Stelle KÖLLIKER (1875 u. 1879) zu nennen, der beim Kaninchen zu dem gleichen Befunde einer mesodermalen Blutbildung gelangt ist, wie beim Huhn. Seine Angaben wurden durch HEAPE (1887) für den Maulwurf, ROBINSON (1892) für die Maus, JANOŠIK (1902) für Schwein und Ziesel, FLEISCHMANN (1889) für die Katze und KEIBEL für das Meerschweinchen (1889) und den Menschen

(1890) kurz bestätigt und vor allem in jüngster Zeit durch die ausführlichen Darstellungen VAN DER STRICHT's für das Kaninchen (1895) und die Fledermaus (1899) erweitert.

Nach VAN DER STRICHT's Untersuchungen erscheint die erste Anlage der Blutgefäße bei Kaninchen-Embryonen von 7 Tagen 20 Stunden (nach der Begattung), bei welchen schon die Anlage einer Medullarrinne sichtbar, aber noch keine Urwirbel vorhanden sind. Zu dieser Zeit bemerkt man in der Peripherie des dünnen, aus Spindelzellen bestehenden Mesoblast der Area opaca die bekannten Verdickungen, die man als Blutinseln bezeichnet. Sie laufen in einer unterbrochenen Linie am Rand der Area hin und sind am hinteren Umfang derselben, woselbst auch das Mittelblatt sich durch etwas größere Dicke auszeichnet, stärker entwickelt und dichter gestellt als weiter vorn, was auf eine Ausbreitung derselben in der Richtung von hinten nach vorn wie bei Sauropsiden schließen läßt. Neben dieser Reihe von Anschwellungen, die VAN DER STRICHT als Anlage des Randsinus betrachtet (?), finden sich noch weitere vor, so daß man auf dem Querschnitt eine Anzahl derselben nebeneinander antrifft.

Die zu späterer Zeit stattfindende Ausbildung von Hohlgefäßen aus diesen Anlagen soll vom hinteren Ende der Area opaca ausgehen, von einer schmalen Zone, in deren Bereich die Anschwellungen sich besonders stark entwickelt haben, während beim Vogel die an jener Stelle ebenfalls sehr kräftigen Gefäßanlagen im Gegenteil in ihrer Weiterentwickelung hinter den vorderen zurückbleiben. Die Differenzierung der soliden Anlagen in bluthaltige Gefäße schildert VAN DER STRICHT, in Uebereinstimmung mit KÖLLIKER's Befunden beim Huhn und Kaninchen, in der Weise, daß die rundlichen Zellen, welche den Inhalt der Anschwellung bilden, sich in rote Blutkörperchen umwandeln, während periphere Elemente, welche den Rundzellenhaufen vom benachbarten Mesoblast trennen, die Endothelwand liefern.

VAN DER STRICHT's später erschienene Arbeit über die Gefäßbildung bei Vesperugo noctula (1899) ist nicht nur die neueste, sondern zugleich die ausführlichste Schilderung, die wir über diesen Gegenstand bei Säugetieren besitzen. Die ersten Gefäßanschwellungen des Mesoblast (Blutinseln) wurden hier noch vor dem Auftreten der Medullarrinne konstatiert. Sie finden sich in diesem jungen Stadium ausschließlich in der hinteren Hälfte der A. opaca s. vasculosa und treten erst später in deren vorderern Hälfte auf, wo sie sich bei weitem nicht zu der gleichen Stärke ausbilden wie dort.

Ihre Genese ist hinten folgende: Indem die untere Schicht des zweireihigen, aus länglichen Zellen bestehenden Mesoblast wuchert und Rundzellen produziert, entsteht ein dem Rande der A. vasculosa entlang verlaufender verdickter Streifen (bordure marginale vasculaire), der anfänglich unterbrochen ist, d. h. aus den getrennten Anlagen der einzelnen Blutinseln sich zusammensetzt. Später wird er durch Konfluieren der letzteren einheitlich. Dieser gemeinsame Randstreifen (bordure m. continue) darf nach VAN DER STRICHT als Anlage des Sinus terminalis (? vergl. p. 1234) aufgefaßt werden, weil er die A. vasculosa begrenzt. Aber es entwickeln sich auch andere Gefäße auf seine Kosten; er breitet sich aus und stellt „in einem gegebenen Moment die Anlage der ganzen A. vasculosa dar".

Die einzelnen bluthaltigen Gefäße entstehen nun aus der gemein-

schaftlichen Anlage dadurch, daß die Rundzellen der tiefen Mesoblastschicht sich in Jugendformen roter Blutzellen (Erythroblasten) umwandeln, während die darüber hinwegziehende oberflächliche Mesoblastschicht im Verein mit ebenfalls flachen Zellen der tiefen Schicht, welche unterhalb und im Innern der Rundzellenmasse unverändert zurückgeblieben sind, einzelne Gruppen von Rundzellen umscheiden und so die Endothelwand der Gefäße herstellen (vergl. dagegen die oben gegebene Beschreibung der Gefäßwandbildung bei Torpedo und beim Huhn).

Außer den bluthaltigen entstehen auch blutleere Gefäße in der A. opaca sowohl wie innen von dieser, in der als A. pellucida bezeichneten Zone. Sie legen sich nach VAN DER STRICHT zuerst als wandungslose Lücken zwischen Ento- und Mesoblast an und enthalten eine von den Entoblastzellen produzierte (s. oben) klare Flüssigkeit, das erste Blutplasma. Später werden sie durch Mesoblastzelllen, die sich an ihre Wand anlagern, austapeziert. VAN DER STRICHT huldigt also in Bezug auf die Genese der blutleeren Gefäße der Fledermaus, einer von vielen Autoren für niedere Wirbeltierklassen vertretenen Anschauung.

Eine Beteiligung des Entoblast bei der Blutbildung durch Abgabe von Zellen, schließt VAN DER STRICHT sowohl für das Kaninchen wie für die Fledermaus mit Entschiedenheit aus.

In striktem Gegensatz zu den bisher genannten Forschern steht in Bezug auf die Abstammung der Blutgefäße DUVAL, insofern er diese (in Uebereinstimmung mit seinen Befunden beim Vogel, s. p. 1223) für die Ratte und die Fledermaus mit aller Bestimmtheit aus dem Entoblast ableitet. Er schildert bei der Fledermaus die einzelnen Phasen einer solchen Gefäßentwickelung von den Mitosen des Entoblast an, deren Achse senkrecht zur Oberfläche des Blattes steht und die eine Abspaltung von Zellen aus diesem Blatt herbeiführen, bis zur Bildung der Gefäßanlagen aus solchen zwischen Ento- und Mesoblast ausgetretenen Zellen.

Mit mehr Zurückhaltung äußert sich in dieser Frage HUBRECHT (1894). Nach seiner Ansicht sollen die Blutzellen in der Area vasculosa von Sorex aus großen vielkernigen Zellen entstehen. Ob diese Mutterzellen aber aus den großen Elementen des Entoblast oder aus den stets viel dünneren des Mesoblast hervorgehen, will er nicht entscheiden. Auch in seiner ersten Beschreibung der Blutbildung auf der Nabelblase von Tarsius (1899) läßt er die Frage offen, ob die zwischen Entoblast und Splanchnopleura gelegenen „Mutterzellen" der Blutinseln in loco gebildet werden, oder „ob sie von anders woher dorthin einwandern". Nur betont er, daß ihr Kern häufig „bedeutende Proliferation" erleidet, ein Zustand, den er „als ein notwendig zu durchlaufendes Zwischenstadium der embryonalen Säugetierblutbildung" anzusehen geneigt ist. In seiner später erschienenen Arbeit dagegen spricht er sich bestimmt über die Herkunft der ersten Blut- und Gefäßanlagen auf der Nabelblase des Tarsius aus, indem er sie von dem oben beschriebenen „entodermalen Mesoblast" („protochordale Platte", p. 1249, und Entoblastring) herleitet.

Eine Sonderstellung in Bezug auf die Blutbildung nimmt das Schaf ein. Wie wir durch BONNET (1889) erfahren, werden hier die ersten Gefäßanlagen erst zur Zeit des Amnionverschlusses, zwischen 15 und 16 Tagen, sichtbar. Sie finden sich wie bei den

übrigen Säugern außerhalb des Embryo auf der Nabelblase, und zwar zuerst „rings um deren Insertion am Darm". Auffallenderweise treten sie auch auf dem Amnios auf, wo sie aber, ohne sich zu blutführenden Gefäßen auszubilden, wieder einer Rückbildung anheimfallen.

Aehnliche Bildungen wurden auch von SPEE und KEIBEL auf dem Amnios des Menschen, Meerschweinchen und Schafes gesehen, aber von KEIBEL (1890) mit Rücksicht auf den Umstand, daß aus ihnen keine fertigen Gefäße hervorgehen, nicht als „Gefäßanlagen" anerkannt.

An den genannten Orten gehen beim Schaf nach BONNET die Gefäße aus vorgebildeten Räumen hervor, aus Lücken, die auf der Nabelblase zwischen dem Entoblast und dem visceralen Mesoblast, auf dem Amnios zwischen Entoblast und parietalem Mesoblast „ausgespart" und von den Mesoblastzellen allmählich „umscheidet" werden. Auf diese Weise entstehen blutleere, d. h. erythrocytenfreie Endothelröhren.

Solche Hohlräume zwischen Entoblast und Mesoblast hat auch KEIBEL (1893) beim Schwein gefunden. Ohne sich mit Bestimmtheit über die Bedeutung derselben aussprechen zu wollen, hält er es doch gleichfalls für naheliegend, daß sie zur Blut- und Gefäßbildung in Beziehung stehen. Im Hinblick auf die bei Anamniern vorkommende Bildung von Endothelröhren aus Lückenräumen würde der von BONNET geschilderte Vorgang beim Schaf kein außergewöhnliches Vorkommnis sein, um so weniger, als er ja inzwischen durch VAN DER STRICHT für die Fledermaus eine Bestätigung (s. oben) erhalten hat.

Das Eigenartige der Gefäßentwickelung beim Schaf besteht vielmehr darin, daß von der Wand jener jungen Hohlgefäße aus durch Teilung ihrer Endothelzellen das Blut gebildet wird. Dies geht verhältnismäßig spät vor sich, 2—3 Tage nachdem die ersten plasmaführenden Gefäße auf der Nabelblase entstanden sind. Auch sind die Stellen, an welchen „die Endothelien zuerst Blutzellen liefern, im Gefäßhof auf der Nabelblase ganz vereinzelt; selten findet eine Produktion ganzer Blutzellenhaufen" (Blutinseln) statt (BONNET 1891).

Diese Angabe eines so zuverlässigen Beobachters wie BONNET, ist in hohem Maße beachtenswert, denn sonst nirgends, weder bei Anamniern noch bei Amnioten, geht, soviel bis jetzt sichergestellt ist, die erste Blutbildung von den Endothelien vorher gebildeter Gefäßröhren aus. Bei näherer Ueberlegung erscheint mir aber die Kluft, welche die Blutbildung dieses einen Wirbeltieres von der aller übrigen trennt, nicht völlig unüberbrückbar. Die ersten Endothelzellen und Blutzellen stammen, wie ihre Entwickelung bei anderen Wirbeltieren lehrt, von gemeinsamer Anlage ab; man kann sich daher ganz gut vorstellen, daß dieses anfangs indifferente Material bei einem Objekt aus irgend einem Grunde zuerst lediglich zur Bildung von Endothelröhren verwendet wird, die dann nachträglich die Blutzellen herzustellen haben. Die Veranlassung hierfür könnte beim Schafe vielleicht das ganz außerordentlich rasche Wachstum des Eies bilden, das gerade in die der Gefäßbildung unmittelbar vorausgehende Zeit (13.—15. Tag) fällt, und an welchem auch der Mesoblast mitbeteiligt ist. Man hätte sich dann zu denken, daß die Proliferationsthätigkeit in dem Keimblatt dadurch so in Anspruch genommen wird, daß die gleichzeitige Ausbildung der zellenreichen Blutinseln unterbleibt und

zur Deckung des Cirkulationsbedürfnisses vorerst nur zellenarme Gefäßanlagen, d. h. leere Endothelröhren hergestellt werden können.

Saxer (1896) glaubt im Gegensatz zu Bonnet, daß auf der Nabelblase von (1 cm großen?) Embryonen vom Schaf und Schwein die Blutbildung von außerhalb der Gefäßbahnen gelegenen „Wander“- und „Riesenzellen“ (vergl. auch oben Hubrecht) ausgeht.

Nach Bonnet's Untersuchungen zeigt die Entstehung des Blutes beim Schaf noch zwei weitere Eigentümlichkeiten. Die eine besteht darin, daß der Vorgang von der Nabelblase nicht nur auf deren Stiel, sondern auch auf die Gefäße des Darmes übergreift. Es findet also eine Blutbildung innerhalb des Embryo statt! Ein solcher Vorgang ist bisher nur bei Teleostiern festgestellt, wo es aber nun Mollier (s. oben Teleostier) gelungen ist, ihn von dem Verhalten primitiverer Anamnier in plausibler Weise abzuleiten. Beim Schaf steht das Vorkommnis bis jetzt unvermittelt da und soll daher vorerst nur registriert werden.

Zweitens verdient endlich das späte Erscheinen des Blutes im Schafei Beachtung. Erst bei Embryonen mit 19 Urwirbelpaaren tritt die erste Blutbildung in Gestalt kleiner roter Flecke auf der Nabelblase auf, und bei 22 Urwirbeln findet sich Blut im Herzen und allen Gefäßen. Das ist später sogar als bei Sauropsiden und namentlich später als bei den übrigen Säugern. Zum Vergleich sei hier mitgeteilt, daß Rabl bei einem Kaninchenembryo von 5 Urwirbeln schon eine ziemliche Menge von Blutkörperchen auf dem Dottersack feststellen konnte, und daß Keibel (1890) bei einem menschlichen Embryo, der noch keine Urwirbel besaß, die Gefäßanlagen der Nabelblase bereits in Wandschicht und junge Blutkörperchen differenziert fand. Wahrscheinlich steht dieses Verhalten des Schafes in Zusammenhang mit seiner eigenartigen Blutzellenbildung.

3. Die Ausbildung der ersten Gefäßbahnen der Area vasculosa.

Die Gefäßbahnen in der A. vasculosa der Säugetiere wurden im Jahre 1884 zum ersten Male durch Van Beneden und Julin richtig beschrieben. Im Gegensatz zu der bis dahin geltenden Darstellung Bischoff's (A. L. I), nach welcher der Dotterkreislauf der Säugetiere (Kaninchen) mit dem der Vögel völlig übereinstimmen sollte, stellten die belgischen Forscher fest, daß beim Kaninchen und der Fledermaus die A. vasculosa (Fig. 903) nicht durch einen venösen, sondern einen arteriellen Sinus terminalis (*rs*) abgeschlossen wird, in dessen hinteren Abschnitt eine unpaare, von der Aorta nach rückwärts laufende Arteria vitellina (*av* A. omphalo-mesenterica), anfänglich gewöhnlich in zwei Aeste gegabelt, später häufig ungeteilt, einmündet. Vom Innenrand des Sinus sowie von der Dotterarterie treten zahlreiche Zweige in das Kapillarnetz der Area über, aus welchem die paarigen Venae vitellinae (*vv* V. omph.-mesent.) das Blut zum Herzen zurückführen. Die letzteren Gefäße wurzeln in dem hinteren Abschnitt der Area vasculosa und ziehen von da zunächst nach vorne, innen vom Randsinus gelegen und von ihm sich mehr und mehr entfernend. Wenn sie vorne bis nahe an die Mittellinie gelangt sind, biegen sie scharf nach rückwärts ab, um in dieser Richtung zur Nabelgegend des Embryo zu verlaufen.

Eine entsprechende Anordnung des Dotterkreislaufs fand Selenka

beim Opossum (1887) und Beutelfuchs (1891), FLEISCHMANN (1889, 1891) beim Maulwurf, Igel und Eichhörnchen, SEMON (1884) bei den Marsupialiern Aepyprymnus und Phascolarctus und HILL (1898, 1900) ebenfalls bei zwei Vertretern der Beuteltiere, bei Perameles und Macropus. Sie stellt somit eine bei Säugetieren, wenn auch nicht allgemein vorkommende (s. unten), so doch weitverbreitete Einrichtung dar.



Fig. 903. A. vasculosa eines Kaninchenembryo von 11 Tagen. Nach VAN BENEDEN und JULIN. Venen schwarz, Arterien rot. *vv* Venae vitellinae. *av* Arteria vitellina (definitive). *rs* Randsinus.

Ueber das Verhältnis dieses Dotterkreislaufes zu dem der Sauropsiden haben sich FLEISCHMANN und SEMON ausgesprochen. Beide Forscher kommen auf verschiedenem Wege zu dem gleichen Resultat, daß der arterielle Ringsinus der Säuger dem venösen der Sauropsiden nicht homolog sei, eine Anschauung, der ich mich nicht anschließen kann.

FLEISCHMANN begründet seine Ansicht damit, daß das Ringgefäß der Sauropsiden einen cordipetalen Blutstrom enthält, aus einer „arkadenförmigen Anastomosenbildung" hervorgeht und „im Laufe der Entwickelung immer weiter auf den Dottersack hinausgeschoben" werde, während das der Säugetiere cordifugales Blut führt und als „einheitliche Bildung erscheint, die von vornherein in einer bestimmten Größe angelegt und darin während der Embryonalentwickelung erhalten wird". Diese Gründe erscheinen mir nicht entscheidend. SEMON seinerseits versucht eine rein morphologische Lösung des Problems, indem er den Dotterkreislauf der genannten Säugetiere sowohl wie der Sauropsiden auf eine niedere Säugetierform, auf Echidna, als gemeinsamen Ausgangspunkt zurückführt. Sein Verfahren erscheint in mehrfacher Hinsicht anfechtbar. Erstens dürfte es nicht zulässig sein, den Reptilienkreislauf von dem eines Säugetieres, und wenn es auch Echidna ist, abzuleiten. Zweitens geht SEMON von einem viel zu alten Echidnastadium aus, bei welchem der Dottersack schon voll-

ständig von der A. vasculosa umwachsen ist und dementsprechend ein über seine Ventralseite wegziehendes arterielles Längsgefäß besitzt. Dieses letztere ist offenbar, analog der Dottervene der Fig. 795, aus einem den Dottersack umwachsenden Ringgefäß hervorgegangen und muß daher von einem solchen abgeleitet werden, nicht aber umgekehrt das Ringgefäß von dem Längsgefäß und die scheibenförmige A. vasculosa der Reptilien von einer, die den Dotter schon umwachsen hat. Drittens endlich ist SEMON gezwungen anzunehmen, daß das arterielle und das venöse Ringgefäß ursprünglich vorne sowohl wie hinten offen sind, was mit der Entwickelung nicht stimmt (vergl. auch p. 1243). Dementsprechend ist denn auch das Resultat der Vergleichung, daß nämlich das Ringgefäß der Sauropsiden von der V. vitellina der Echidna abzuleiten sei, während das arterielle Ringgefäß der viviparen Säugetiere von der Dotterarterie dieses Monotremen stamme, nicht aufrecht zu erhalten.

Wenn wir versuchen, den VAN BENEDEN'schen Dotterkreislauf der Säugetiere von demjenigen der früher beschriebenen meroblastischen Eier abzuleiten, so darf es zunächst als feststehend angenommen werden, daß das vom Herzen nach vorn verlaufende proximale



Fig. 904. A. vasculosa eines Kaninchenembryo von 13 Urwirbeln. Nach VAN BENEDEN und JULIN. *mf* mesodermfreie Zone (Proamnionsfeld). *vv* Venae vitellinae. *rs* Randsinus.

Stück der Dottervenen dem gleich gerichteten Stück der „vorderen Dottervenen“ von Torpedo und der Dottervenen der Sauropsiden homolog ist. Wie aus VAN BENEDEN's und JULIN's Darstellung der jüngeren Entwickelungsstadien ersichtlich ist (Fig. 904), wird dieser zuerst entstehende Abschnitt der Vene (*vv*) als Fortsetzung des kaudalen Herzendes angelegt und verläuft an der hinteren und seitlichen Grenze der mesodermfreien Zone (*mf* Proamnionsfeld) nach vorn, kurz, verhält sich genau so wie das Anfangsstück der Selachier- und Reptilienvene. Nur darin fehlt die Uebereinstimmung, daß die beiderseitigen Venenstämme am Vorderendedes Proamnionsfeldes sich nicht miteinander vereinigen, wie sie dies bei Selachiern und Reptilien

thun, daher denn der innere Venenring, der schon bei den Reptilien in Rückbildung begriffen ist, anscheinend bei den Säugetieren gar nicht mehr zu stande kommt (also wie beim Huhn). Die Venenstämme biegen an ihrem vorderen Ende im Gegenteil etwas lateral um (Fig. 904) und lösen sich dann vollständig in dem indifferenten Kapillarnetz des vorderen Abschnittes der A. vasculosa auf. Da ein Randsinus um diese Zeit schon gebildet ist (s. Fig. 904), so haben wir hier einen Ausgangszustand des Dotterkreislaufes vor uns, welcher dem von Fig. 792 der Selachier nahesteht. Er unterscheidet sich von ihm nur darin, daß der innere Venenring nicht geschlossen ist, und daß der äußere wie bei allen Amnioten hinten keine Verbindung zum Embryo besitzt. Ebenso besteht eine weitgehende Uebereinstimmung



Fig. 905. A. vasculosa eines Kaninchenembryo von 9 Tagen, 19 Stunden (25 bis 30 Urwirbel). Nach Van Beneden und Julin. Venen schwarz, Arterien rot. *vv* Venae vitellinae. *av* Arteriae vitellinae (primäre). *rs* Randsinus.

mit den ersten Dotterkreislaufsbahnen der Reptilien (Fig. 870), wenn man von dem an sich nebensächlichen Umstand absieht, daß dort um die fragliche Zeit der Randsinus noch unfertig ist.

Von dieser gemeinsamen Basis aus schlagen nun die Säugetiere eine neue, von ihnen erworbene Entwickelungsrichtung ein, dadurch, daß die bei den Reptilien sich nachträglich einstellende und beim Huhn schon frühzeitig auftretende Verbindung der Dottervenen mit dem Randsinus unterbleibt und statt dessen eine Kommunikation der später entstehenden Dotterarterien mit demselben sich herstellt (Fig. 905 *av*). Diese ersten Anlagen der Dotterarterien der Säugetiere treten in der Mehrzahl als paarige Queräste der Rumpfaorta auf, die auf dem Dotter hinaus verlaufen, wie sie zuerst von Bischoff (A. L. III. 1842 u. 1845) und nach ihm von anderen Forschern beschrieben wurden. Sie sind somit den anfänglichen Dotterarterien der Reptilien

homolog (Fig. 871 u. 872). Nur dringen einige von ihnen, statt sich im Kapillarnetz zu verlieren, wie bei den Reptilien, bis zum Randsinus vor und machen diesen dadurch zu einem arteriellen Gefäß. Von den in der Mehrzahl angelegten paarigen Arterien bleibt nur ein einziger unpaarer, nach hinten verlaufender Stamm erhalten, der sich entsprechend stärker ausbildet und zur definitiven (sekundären) Dotterarterie (*av* in Fig. 903) wird. Wie derselbe aus den primären Dotterarterien entsteht und ob er der definitiven Dotterarterie der Reptilien entspricht, bedarf noch der Untersuchung.

Durch diesen Vorgang müßte der weitaus größere kaudale Abschnitt des Kapillarnetzes der ganzen A. vasculosa rein arteriell werden. Dem wird dadurch begegnet, daß der anfänglich kurze Stamm der Dottervenen (*vv* in Fig. 904) allmählich nach hinten in die Area vordringt (Fig. 905 u. 903) zwischen den Arterienstamm und das arterielle Ringgefäß, so daß er von beiden das Blut aufnehmen kann. Dieses nach hinten verlaufende Stück der Venae vitellinae ist ein Neuerwerb der Säugetiere, ebenso wie die distalen zum Randsinus reichenden Enden der primären und definitiven Dotterarterien, während der Stammteil der Dottervenen und der primären (vielleicht auch der definitiven?) Dotterarterien den gleichnamigen Gefäßen der Reptilien homolog ist. Und ebenso ist der arterielle Randsinus dem venösen der Selachier und Reptilien komplett homolog. Er hat nur einen Funktionswechsel erfahren durch Anschluß an die arterielle Bahn analog dem arteriell werdenden inneren Venenring von Torpedo, zu dem er ein Gegenstück bildet.

Eine gesonderte Stellung in Bezug auf ihren Dotterkreislauf nimmt eine weitere Gruppe von Säugetieren ein, zu welcher vor allem die von FLEISCHMANN untersuchten Carnivoren (Katze und

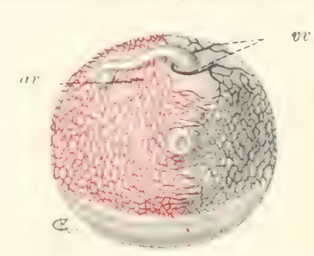


Fig. 906. Keimblase vom Fuchs von einem Pol aus gesehen. Der Embryo liegt quer zur Längsachse des Eies und steckt mit seinem Kopfe tief in der proamniotischen Tasche. Der Gefäßhof hat die Keimblase noch nicht vollständig umwachsen. Die hintere Hälfte des Gefäßnetzes von den Arteriae vitellinae (*av*) gespeist, ist arteriell dargestellt (rot), die vordere venös (schwarz). *vv* Venae vitellinae. Nach FLEISCHMANN.

Fuchs) gehören. Diese Säugetiere zeichnen sich dadurch aus, daß sie einen Ringsinus auf ihrem Dottersack überhaupt nicht bilden. Wie die beistehende Fig. 906 lehrt, entwickeln vielmehr die Dottergefäße hier bloß ein engmaschiges Kapillarnetz, das selbst nach vollendeter Umwachsung des Dottersackes nur in der Nähe des Embryo größere Stämme erkennen läßt, nämlich die nach vorn ziehenden paarigen Venae vitellinae (*vv*) und die aus der Rumpfaorta seitlich austretenden primären Dotterarterien (*av*). Eine strenge Scheidung zwischen arteriellen und venösen Bahnen, wie sie in unserer Abbildung durch Farben angegeben ist, läßt sich, wie FLEISCHMANN ausdrücklich bemerkt, in Wirklichkeit in dem Kapillarnetz nicht durchführen, sondern es kann nur im allgemeinen angegeben werden, daß auf der vorderen Hälfte des Dottersackes eine cordipetale, zu den Venae vitellinae gehende, und auf der hinteren eine cordifugale, von den Arteriae vitellinae ausgehende Stromrichtung vorherrscht.

Die bis jetzt untersuchten artiodactylen Ungulaten besitzen insofern eine entsprechende Anordnung des Dottergefäßsystems, als auch ihnen ein Ringsinus fehlt. Wenigstens haben Bischoff beim Reh und Bonnet beim Schaf ein Randgefäß nicht aufgefunden. Das Ei des Schafes wird, wie Bonnet beschreibt, rasch bis auf den unteren Pol vom Gefäßhof umwachsen, aber die Vaskularisation ist insoweit eine unvollständige, als sie seitlich nicht über die Breite des Embryo hinausgreift, sich also nicht auf die seitlichen langen Zipfel des Dottersackes erstreckt. Auch beim Schweine kommt, wie wir durch Keibel erfahren haben, auf dem „außerordentlich rudimentären" Dottersack ein gleichfalls rudimentärer Gefäßhof ohne Randsinus zu stande. Was dagegen die perissodactylen Ungulaten anlangt, so giebt Bonnet (1891) an, daß beim Pferd ein Ringsinus existiert.

Soweit sich aus den bisherigen Litteraturangaben ersehen läßt, zeigt auch das Dottergefäßsystem der Primaten nicht den Van Beneden-schen Typus, sondern steht dem für Carnivoren beschriebenen nahe. So stellen Selenka die Nabelblase von Hylobates concolor (1900) und von Semnopithecus cephalopt. u. Cercocebus cynomolg. (1903) und Hubrecht diejenige des Tarsius spectrum (1902) von einem gleichmäßigen engmaschigen Gefäßnetz umschlossen dar. Was den Menschen anlangt, so ist in der Abbildung des jüngsten menschlichen Embryo von Coste (A. L. 1847—1859) auf der bereits total vaskularisierten Nabelblase ein gleichfalls engmaschiges, an zwei kurze Gefäßstämme (Vena und Art. vitell.) angeschlossenes Netz, und bei einem 14-tägigen Embryo von His (bei Kollmann A. L. 1898, Fig. 98) eine freie Verästelung der Art. und Vena vitell. wiedergegeben, Anordnungen, die darauf hinweisen, daß hier ein Randgefäß, wenn es auf einer vorausgegangenen Entwickelungsstufe überhaupt angelegt wurde, jedenfalls nur eine sehr vergängliche Bildung sein kann. Die beiden auf Schnitten untersuchten jungen menschlichen Eier von Spee (1889) und Keibel (1890) zeigen ebenfalls die Nabelblase, mit Ausnahme einer den Embryo umgebenden Zone, schon vollständig von einem Gefäßnetz überkleidet. Nach dem jugendlichen Zustand dieser von Keibel abgebildeten bluthaltigen Gefäße erscheint es unwahrscheinlich, daß hier ein Stadium mit einem Randsinus vorausgegangen sein soll.

Dieser zweite Typus des Dotterkreislaufes der Säuger zeigt zwar eine primitive Anordnung, insofern ihm der Ringsinus fehlt und die primären Dotterarterien noch nach der Umwachsung erhalten sind (Carnivoren), trotzdem darf er aber phylogenetisch nicht als der ursprüngliche angesehen werden. Eine solche Stellung kommt vielmehr dem Van Beneden'schen Typus zu, weil derselbe erstens bei den niedersten Säugern, den Marsupialiern, und wahrscheinlich auch Monotremen (s. oben Kleindruck Echidna) sich findet und namentlich weil er von dem der Reptilien direkt ableitbar ist. Vielleicht gelingt es, bei dem einen oder anderen Vertreter des zweiten Typus durch Untersuchung früherer Stadien noch die Anlage eines vergänglichen Randsinus aufzufinden. Für das Zustandekommen dieser Gefäßanordnung giebt Fleischmann eine Erklärung, indem er sie auf die rasche Umwachsung des Dottersackes durch die A. vasculosa zurückführt. Der Gefäßhof „findet hier keine Zeit, ein Randgefäß zu bilden". Diese Deutung, welche Fleischmann nur für das Ei der Carnivoren und Artiodactylen giebt, läßt sich nach den oben mitgeteilten Thatsachen auch auf dasjenige der Primaten ausdehnen.

Die Entwickelung der Gefäße im Embryo.

Von **S. Mollier.**

Ueber die Entwickelung der embryonalen Gefäße sind drei Anschauungen auch heute noch geltend. Die erste wurde von HIS ausgesprochen und von ihm und zahlreichen Anhängern später ausgestaltet. Man kann sie die Einwachsungslehre nennen. Sie gipfelt in dem Grundsatze, daß alle embryonalen Gefäße der Meroblastier von den früher angelegten außerembryonalen Gefäßen des Fruchthofes ihren Ausgang nehmen, sich also langsam in den Embryo hereinschieben oder hereinsprossen.

Die zweite Anschauung wurde am schärfsten von RABL (1887) gefaßt. Danach ist das gesamte Gefäßsystem des Embryo in letzter Linie von der ersten Herzanlage durch Sprossung, nach Art späterer Capillargefäßbildung, abzuleiten. Ueber die Genese der ersten Herzzellen spricht sich RABL (1892) nicht entschieden aus, aber soviel man aus der ganzen Darstellung ersieht, lehnt er die HIS'sche Einwachsungslehre ab und glaubt eher an eine lokale Entwickelung der ersten Gefäßzellen und an einen sekundären Anschluß an die Dottergefäße.

Auch diese Auffassung fand zahlreiche Vertreter; ich nenne hier bloß SCHWINK, BRACHET, SOBOTTA u. A.

Die dritte Anschauung wurde von P. MAYER und RÜCKERT durch Untersuchungen an Selachierembryonen begründet. Man kann sie nach ihrem Inhalte die Lehre von der lokalen Entstehung der embryonalen Gefäße nennen.

Um zu diesen drei Anschauungen Stellung nehmen zu können, ist es nötig, zunächst die Beobachtungen, auf welche sie sich stützen, kennen zu lernen.

HIS (1882) kam auf den Gedanken seiner Einwachsungslehre (anfänglich verknüpft mit seiner Lehre vom Parablast) durch Beobachtung an flach ausgebreiteten Hühnchenkeimen, und auch in seiner letzten Arbeit (1900) stützt er sich hauptsächlich wieder auf solche. Ich glaube aber, es muß jeder in dieser Frage Eingearbeitete sagen, daß zur Entscheidung derartig feiner histogenetischer Vorgänge überhaupt nur das Studium von Schnitten berechtigen kann, während die Beobachtung von Flächenbildern zum Verständnis der topographischen Ausbreitung und des Verlaufes der Gefäßbildung allerdings unersetzliche Dienste leistet. HIS hat nun später freilich auch ungezählte Serien untersucht und trotzdem seine Ansicht voll aufrecht erhalten. Es ist deshalb sehr zu bedauern, daß sich der Autor in seiner letzten Publikation auf eine Begründung seiner Lehre in diesem Sinne nicht mehr eingelassen hat, denn die wenigen Hinweise über das erste Auftreten der Gefäßanlagen im Embryo von Torpedo und Gallus sind nicht schwerwiegend, da sie zu alte Stadien betreffen.

Das Hereinwachsen der Gefäßanlagen in den Embryo erfolgt nach HIS zunächst in Form von soliden, spitzen, dem Embryo zugekehrten Zellensprossen, welche von dem dichten Netz von soliden Gefäßanlageu in der Area pellucida ausgehen. Diese Sprossen dringen zwischen Entoblast und Splanchnopleura bis unter die Urwirbelregion vor, verbinden sich untereinander zu Schlingen, höhlen sich aus und

aus den so entstandenen Gefäßmaschen bilden sich endlich durch Längsvereinigung die Aorten (Fig. 907).

Aber die Gefäßsprossen nehmen ihren Weg nicht nur zwischen Darm und Darmfaserplatte des Rumpfes, sondern sie dringen auch von den Seiten her kopfwärts in die von der Herzplatte gebildete Rinne ein und liefern das Material für das Herzendothel. Mit weiterer Abschnürung des Kopfes vom Embryo werden diese Sprossen allmählich vom peripheren Gefäßnetz getrennt, nach hinten geschoben und konvergieren endlich gegen das hintere Herzende. Von diesen Gefäßsprossen der Herzanlage schieben sich dann weitere Sprossen nach vorn zur Gefäßbildung im Vorderkopf vor. Diese vermitteln also später den Anschluß der Herzanlage an die dorsalen Aorten.



Fig. 907 nach His (1900). *ao* Aorta. *u* Urwirbel. *gs* Gefäßsprossen.

Ein zweites Netz von Gefäßsprossen schiebt sich etwas später unter dem Ektoderm in den Embryo ein. Dasselbe ist nicht so mächtig und dringt bis zu der Urwirbel-Seitenplattengrenze vor. Aus den daraus hervorgehenden Gefäßschlingen entstehen die Cardinalvenen, welche später durch weitere Gefäßsprossen mit den Aorten in Verbindung treten.

Türstig (1884) bestätigt in seiner Arbeit über die Entwickelung der Aorten beim Kaninchenembryo die Angaben von His, daß die Aorten aus der Längsvereinigung von Gefäßschlingen entstehen, von denen er sagt, daß es den Anschein habe, „als seien es Gebilde, die sich von der Peripherie her zwischen Darmfaserplatte und Entoderm vorgeschoben haben“. Zu dieser vorsichtigen Deutung veranlaßte ihn die Beobachtung, daß erstens die Aorten unabhängig vom Herzen entstehen, mit dem sie erst sekundär in Verbindung treten und zweitens, daß im Bereiche des Kopfes die dorsalen Aorten aus einzelnen isolierten Gefäßabschnitten sich entwickeln. Türstig giebt ferner selbst zu, daß seine Objekte für die Beantwortung der Frage nach der Entstehung der ersten Gefäßzellen ungeeignet waren, da sie zu alten Entwickelungsstadien entnommen wurden.

Man darf also wohl sagen, das Resultat von Türstig's Untersuchung sprach schon damals gegen eine Verallgemeinerung der His-schen Einwachsungslehre.

Im folgenden wollen wir nur die Gründe kennen lernen, welche zur Stütze der Rabl'schen Hypothese geltend gemacht werden können. Rabl's eigene Worte lauten: „Die Beobachtung, daß bei den Amphibien die ersten Aortenbogen durch Auswachsen des Endothelsäckchens entstehen, legt uns aber noch die Frage nahe, ob nicht vielleicht auch das Endothel aller anderen Gefäße in letzter Instanz auf die Zellen des Endothelsäckchens zurückzuführen sei, mit anderen Worten, ob nicht vielleicht alle Gefäße in derselben oder in ähnlicher Weise entstehen, wie die Capillaren.“ In seiner Theorie des Mesoderms (1892)

hält er, drei Jahre später, nochmals diese seine Anschauung gegen die mittlerweile erfolgte Darstellung von Rückert (1888) aufrecht. Er sagt in Bezug auf die Selachier: „Ich habe die erste Entwickelung der Gefäße namentlich an den Aorten wiederholt genau verfolgt, und es ist mir kein Fall erinnerlich, der mich an der Ueberzeugung irre gemacht hätte, daß neue Endothelien immer nur aus bereits bestehenden ihren Ursprung nehmen.“

Für die Amphibien sprechen sich Schwink und Brachet im gleichen Sinne aus, und Sobotta neigt infolge seiner Studien an Knochenfischen ebenfalls dieser Anschauung zu. Er möchte, im schärfsten Gegensatz zu His, sogar die Dottergefäße durch Sprossung von der Herzanlage ableiten (!). Freilich ohne irgendwelche Beweise für die Richtigkeit derselben zu erbringen und ohne gegenteilige Angaben zu entkräften.

Solche Angaben sind aber in der Litteratur schon vor langer Zeit aufgetaucht und haben sich nach der Rückert'schen Publikation noch vermehrt. Sie lassen sich alle zu Gunsten der Lehre von der Entstehung der embryonalen Gefäße in loco verwerten, auf welche jetzt näher einzugehen ist.

Ich referiere zunächst die Arbeit von Rückert (1888) über die Selachier.

Von den embryonalen Gefäßen legt sich zuerst das ventrale Längsgefäß des Darmes, die Subintestinalvene an, und zwar wird zunächst der proximale Abschnitt derselben im Vorderrumpf sichtbar. Wie beim Herzen ist auch hier der einleitende Vorgang zur Gefäßbildung die Abgabe von Gefäßzellen aus der ventralen Kante der embryonalen Seitenplatte und diese Zellproduktion schreitet in kaudaler Richtung fort. Die Entstehung dieser Zellen ist im mittleren und hinteren Rumpfabschnitt besonders deutlich zu verfolgen: „anfänglich ist der ventrale Teil des embryonalen Mesoblast erfüllt von runden, dotterreichen Zellen, welche denselben aufblähen und seine peripheren Zellen zum Teil abplatten. Sobald nun die Bildung der Gefäße hier vor sich geht, treten von jenen Zellen die ventral gelagerten, in Kolonieen und Ketten zusammenhängend, aus dem Mesoblast und ergießen sich in den Raum zwischen der Splanchnopleura und der Darmwandung. Sie nehmen in der Regel schon während des Austrittes die charakteristische Gestalt der Gefäßzellen an und bilden Endothelschlingen, welche teils am ventralen Ende des Darms verharren und hier die Subintestinalvenen darstellen, teils sich in dorsaler Richtung ausziehen als Anlagen der P. Mayer'schen Ringgefäße.“ Kaudalwärts nimmt die Massenentwickelung der Gefäßzellen ab und man findet endlich nur wenige Zellen aus den ventralen Kanten der Seitenplatten austreten, die sich manchmal noch innerhalb des Mesoblast zu einem Endothelring ordnen.

Die Zellen für die Aortenanlagen werden bei Selachiern später sichtbar als die für die Subintestinalvenen. Sind letztere schon bei einem Embryo mit einer angelegten Kiementasche (also etwa 18 Urwirbel, Rabl) zu sehen, so treffen wir die ersten Aortenzellen erst bei einem Embryo mit 2 Visceraltaschen (mit etwa 23 Urwirbeln, Rabl) und zwar gleichfalls im proximalen Abschnitt des Rumpfes, von wo sich die Anlage kaudal weiter entwickelt. Was die Abkunft der Aortenzellen anlangt, so kommt Rückert zu der Ueberzeugung, daß dieselben gleichfalls in loco entstehen und zwar im wesentlichen aus dem angrenzenden Urwirbelteil, in geringerer Anzahl aus der dorsalen

Darmwand sich ablösen. Das läßt sich für die Vorderrumpf- und Kopfregion des Embryo mit Sicherheit feststellen. Im mittleren und kaudalen Rumpfabschnitt ist aber nach Rückert auch eine andere Entstehungsweise nicht auszuschließen. Hier wäre es denkbar, daß die Aorten aus den dorsal vordringenden Gefäßzellen der ventralen Gefäßanlagen gebildet werden, welche sich in dem Raume zwischen Darm, Chorda und Urwirbel ansammeln. „Manche Schnitte machen in der That den Eindruck, als ob die nach hinten fortwachsenden Endstücke der Aorten im Zusammenhang mit den den Darm umspinnenden Seitenästen der Subintestinalvenen in dieser Region entstünden. Da hier die Aorten zudem sehr schwach entwickelt auftreten, oft nur mit einer oder zwei Zellen auf dem Querschnitt, so ist es um so schwieriger, sich über ihre Herkunft Klarheit zu verschaffen, denn man hat nur wenig Gelegenheit, die Zellen im Zustand des Austrittes aus den Keimblättern anzutreffen. Ich muß daher für diese Region die Frage offen lassen, aber mit Rücksicht auf gleich zu schildernde Verhältnisse doch darauf hinweisen, daß man auch hier ganz vereinzelt eine Zelle von der dorsalen Darmwand sowohl, wie dem angrenzenden Urwirbelteil in Ablösung begriffen vorfindet."

Auch P. Mayer sah bei Torpedo die gleichen Bilder und deutete sie in dem Sinne, daß die Aorten aus Zellen gebildet werden, die dem Darm entlang dorsalwärts wandern und aus den ventralen freien Rändern des Mesoderms hervorgehen.

Die von P. Mayer (1886) entdeckten Quergefäße zwischen Subintestinalvene und Aorta entstehen nach Rückert im Zusammenhang mit den letzteren hauptsächlich aus dem ventralen Teil des Mesoblast, doch ist, wie Rückert ausdrücklich hervorhebt, der Austritt der Gefäßzellen aus dem Mesoblast und Entoblast in der Region dieser Quergefäße übrigens nicht auf die Umgebung des ventralen Darmabschnittes, beschränkt, sondern greift auf die Region des seitlichen und dorsalen Darmumfanges über.

Rückert bestätigt die Angabe von P. Mayer, daß diese Quergefäße nicht segmental angeordnet sind. Sie bilden vielmehr einen unregelmäßig gebauten Gefäßplexus, welcher mit den Längsgefäßen zusammen den Darm in der mittleren und hinteren Rumpfregion umspinnt.

Von weiteren ersten Gefäßanlagen im Embryo konnte Rückert noch die lokale Entstehung der Vornierengefäße im Anschluß an die Aorta aus dem nachbarlichen Mesoblast der visceralen Somitenwand nachweisen und endlich beschreibt er die lokale Entstehung der Art. mandibularis aus Gefäßzellen, welche vom visceralen Blatt des zweiten Kopfsomitenpaares gleichzeitig mit der Lieferung des Kopfmesenchyms abgegeben werden. Diese Zellen erscheinen, in Ketten zusammenhängend, von Anfang ab an der Stelle des späteren, von Rückert zuerst beschriebenen Kopfsinus und diese Gefäßanlage gewinnt erst später Anschluß an die dorsalen wie ventralen Aorten. Rückert erwähnt, daß an der Bildung der Gefäßzellen für die Mandibulargefäße auch die Wand des Kiemendarmes sich beteilige.

So weit Rückert. Seine gewichtigen Gründe, die er noch außer seinen Beobachtungen gegen die Möglichkeit einer Verallgemeinerung der His'schen Einwachsungslehre vorbringt, mögen im Original nachgesehen werden.

Rückert leitet also die Gefäßzellen für die ersten Gefäßbahnen

im Kopf und Rumpf des Embryo aus zwei Quellen ab, aus dem den Darm umhüllenden Mesoblast und aus dem Entoblast.

Nach RÜCKERT beobachtete RAFFAELE (1892) die Entstehung der Art. mandibularis bei Selachierembryonen und bestätigte völlig die von RÜCKERT gefundene frühzeitige, selbständige und lokale Entwickelung derselben. Andererseits glaubt er, daß diese unzweifelhaft vorkommende lokale Entstehung von Gefäßzellen doch nicht als allgemeine Regel aufgestellt werden dürfe und daß die Bildung von Gefäßen durch Wanderzellen, wie sie bei Teleostiern vorkommen, wohl auch bei Selachiern angenommen werden dürfe, ohne daß es freilich möglich sein wird, einen strikten Beweis dafür zu erbringen.

Aus der Arbeit von EMMERT (1900) ist nichts wesentlich Neues zu gewinnen. Er bestätigt die lokale Entstehung der Gefäßzellen, leugnet die Beteiligung des Entoderms an ihrer Lieferung und glaubt, daß die Aortenzellen bloß aus dem dorsalen Abschnitt der Splanchnopleura, nicht aus dem Urwirbel hervorgehen.

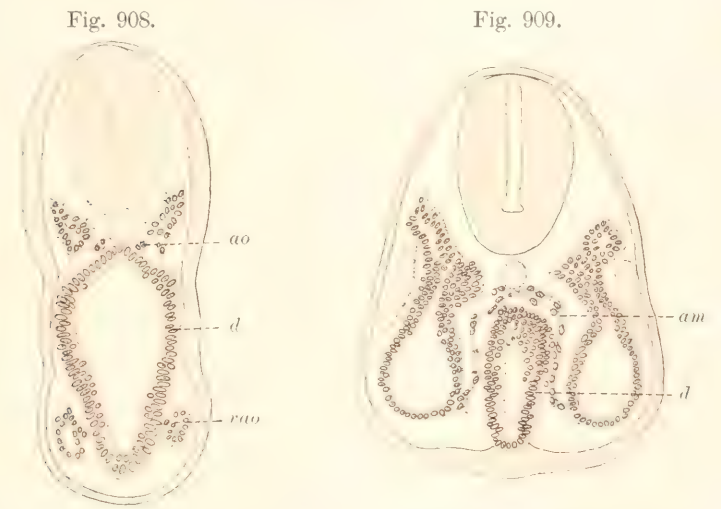


Fig. 908. Querschnitt durch den Kiemendarm eines Pristiurusembryo mit 23 Urwirbeln. *ao* Aorta. *d* Darm. *vao* ventrale Aorten.

Fig. 909. Querschnitt durch den Kopf eines Pristiurusembryo mit 25 Urwirbeln. *am* Arteria mandibularis. *d* Darm.

Nach der erschöpfenden Darstellung von RÜCKERT noch viel sagen zu wollen, ist unnötig und ich beschränke mich deshalb darauf, aus den Resultaten einer eigenen Untersuchung ein paar kurze Angaben zu machen über die Gefäßbildung im Kopfe und über die Entwickelung der Aorten.

Bei einem Pristiurusembryo mit 23 Urwirbeln ist die Anlage der Art. mandibularis noch paarig und an die dorsalen und ventralen Aorten angeschlossen. Sie besteht aus einem soliden Zellband, welches an seinem ventralen Ende mit dem splanchnischen Mesoderm zusammenhängt. Die ventralen wie dorsalen Aorten sind zellige Stränge (Fig. 908) von sehr wechselnder Stärke, ohne Lumen; die ventralen manchmal unterbrochen. Weitere Verbindungen beider sind nicht vor-

handen. Die dorsalen Aortenstränge werden mit den ersten Urwirbeln stärker und gleichmäßiger gebaut. Von dem 4. Urwirbel ab sind sie über zwei Urwirbellängen hohl, dann kehren sie wieder in die frühere Form solider Stränge zurück.

Bei einem Embryo mit 25 Urwirbeln waren die beiden noch soliden Anlagen der Art. mandibulares über dem Darm vereinigt und an dieser Stelle das erste Lumen paarig zur Seite der mittleren schwachen Verbindungsbrücke zu sehen (Fig. 909). Die folgenden ventralen und dorsalen Aortenstränge zeigen hie und da durch Einrollung einer flach ausgebreiteten Gefäßzelle eine Lichtung.

Ferner finden sich jetzt vereinzelte platte Gefäßzellen im Bereiche des 2. Kiemenbogens an der seitlichen Darmwand und ein ganz kurzer zelliger Ausläufer der ventralen und dorsalen Aorten im Bereich des späteren 3. Kiemenbogens weist darauf hin, daß die weiteren Kiemenbogengefäße in einen gewissen, auch zeitlich gekennzeichneten Gegensatz zu den Anlagen der Mandibulargefäße treten.

Dafür scheint auch das Auftreten der Lichtung in den genannten Gefäßen zu sprechen, denn bei einem Embryo mit 40 Urwirbeln beobachtete ich schon weite Mandibulararterien, die zum großen Sinus zusammentreten; ebenso waren die Aorten gleichmäßige Kanäle geworden. Dagegen war von den Anlagen der übrigen Kiemenbogengefäße nur in dem des 2. Bogens an seinen Enden der Beginn einer Lichtung zu sehen, und zwar ging dieselbe von dem ventralen Längsgefäß aus, während von dem dorsalen nur eine ganz kurze Abzweigung sich ventralwärts verfolgen ließ.

Was die Beteiligung des Entoderms an der Lieferung der Gefäßzellen anlangt, so muß ich Rückert beistimmen, daß man bei aufmerksamer Beobachtung allerdings immer Zellen sieht, deren Abkunft aus dem Entoderm unzweifelhaft erkennbar ist; aber ich möchte die Zahl dieser Zellen für geringer anschlagen als Rückert es thut und möchte ihnen daher auch nicht die gleich große Bedeutung für die Gefäßbildung zumessen wie jenen aus dem Mesoderm.

Ueber die Bildung der embryonalen Gefäße bei Sauropsiden liegt, außer zerstreuten einzelnen Bemerkungen und außer den schon besprochenen Untersuchungen von His meines Wissens nur die Arbeit von Vialleton (1891) vor, der für die Entstehung der Aorten beim Hühnchen die Einsprossungslehre von His, wenn auch in etwas veränderter Form, annimmt, obwohl er über die Bildung des kranialen Abschnittes dieses Gefäßes im Rumpfe nicht ins klare kommen konnte, da er hier einen Zusammenhang der gefäßbildenden Zellstränge mit dem außerembryonalen Gefäßnetz vergeblich suchte.

Ich möchte zunächst bemerken, daß die Angaben von Vialleton zu alte Stadien betreffen (Embryonen mit 8 und mehr Urwirbeln), als daß sie über die allererste Genese der Gefäßzellen im Embryo Aufschluß geben können.

Es ist also nicht überflüssig, aus einer eigenen Untersuchung zahlreicher Embryonen von Reptilien und Hühnern kurze Angaben hier mitzuteilen.

Die ersten Gefäßzellen zur Bildung der Aorten werden schon bei Embryonen mit 3—4 Urwirbeln, also kurz nach dem Auftreten der ersten Herzzellen in der vorderen Rumpfgegend sichtbar und stammen, weil hier das Mesoderm um diese Zeit schon scharf vom Entoderm geschieden ist, aus dem Mesoblast.

Die beiden Querschnittsbilder (Fig. 910 u. 911) lassen die Gefäßzellenzüge erkennen, welche zur Aortenbildung und zur Herstellung der Quergefäße in dem außerembryonalen Gebiet Verwendung finden.



Fig. 910. Querschnitt durch einen Embryo von Lacerta mit 4 Urwirbeln im Bereiche des 3ten. *s* Seitenplatte. *e* Entoderm. *gz* Gefäßzellen. *u* Urwirbel.



Fig. 911. Querschnitt durch einen Embryo von Lacerta mit 7 Urwirbeln im Bereiche des 3ten. *e* Entoderm. *gz* Gefäßzellen. *ch* Chorda.

Es ist hier nicht möglich, alle jene zahlreichen Beobachtungen, welche eine ausschließlich lokale Gefäßzellenbildung aus der visceralen Platte des Mesoderms beweisen, zu besprechen oder gar abzubilden. Es muß das im vorhergehenden Abschnitt für die Selachier Gesagte genügen: aber ausdrücklich möchte ich hervorheben, daß bei Sauropsiden die Beweise nicht weniger zwingende sind.

Die beiden Figuren machen den Eindruck, als ob die Gefäßzellen ausschließlich aus dem Uebergangsteil des Urwirbels in die Seitenplatte stammen und sich dann auf dem Darm medial zur Chorda vorschieben würden und wirklich fand ich auch keinen sicher nachweisbaren Austritt von Gefäßzellen aus der ventralen hochzelligen Urwirbelwand, ohne aber ausschließen zu können, daß nicht die Stelle der ersten Gefäßzellenbildung später zum Teil in den Sklerotomabschnitt des Urwirbels bei seiner Abtrennung von der Seitenplatte

einbezogen wird. Das gleiche Verhalten der Gefäßzellen erwähnt E. R. Gregory (1900) bei einem Embryo von Aromochelys mit 9 Urwirbeln im Bereiche der letzten derselben und bildet es ab.

Wie aber die ersten Zellenzüge, die lokal aus einzelnen, an verschiedenen Stellen und nacheinander frei gewordenen Gefäßzellen gebildet wurden, durch das Dickenwachstum der Embryonalanlage und das mediane Zusammenschieben der früher flach ausgebreiteten Anlagen, ohne viel länger zu werden, die Chorda erreichen, ersieht man aus den Figg. 910 und 911.

Die allerersten Zellenzüge sind bei Sauropsiden nicht in quer geordneten einzelnen Reihen vorhanden, sondern hängen netzförmig untereinander zusammen, freilich zunächst oft nur durch einzelne, lang ausgezogene Zellen.

In diesen Zügen treten bald hie und da durch einzelne sich einrollende Zellen Bruchstücke einer Gefäßlichtung auf, so auch manch-



Fig. 912. Querschnitt durch einen Embryo von Anguis mit 9 Urwirbeln im Bereiche des 3ten. *u* Urwirbel. *gz* Gefäßzellen.

mal im Winkel zwischen Urwirbel, Chorda und Darm als erste Andeutung der Aortenbildung.

Aber noch sind keine ununterbrochenen Längszüge von Zellen zur Bildung der embryonalen Gefäßstämme, Aorta und Cardinalvene, vorhanden.

Den Austritt der ersten Gefäßzellen zur Bildung der Cardinalvene sah ich bei Embryonen, die um einen Urwirbel älter waren. Sie treten wieder aus dem Uebergangsteil zwischen Urwirbel und Seitenplatte aus, aber hier nach außen unter das Ektoderm, sie stammen also aus der Somatopleura. Auch sie bilden hierauf netzförmige Züge durch lange protoplasmatische Ausläufer und dieses Netz wird durch weitere von der Somatopleura abgegebene Zellen ventralwärts erweitert.

Bei einem Embryo von Anguis mit 9 Urwirbeln (Fig. 912) giebt ein Querschnitt durch die vorderen Urwirbel ein Bild, das dem eines Selachierembryo außerordentlich ähnlich sieht.

Zwischen Darmwand und Splanchnopleura liegen die netzförmigen Zellenzüge mit einzelnen noch unzusammenhängenden Lichtungen. Das Lumen der Aorta ist stellenweise deutlich und manchmal durch einen mehrzelligen Endothelring gebildet.

Die Urwirbel haben sich von der Seitenplatte abgeschnürt und zwischen beiden wird unmittelbar darauf ein zelliges Netzwerk sichtbar, das die Cardinalvenenanlage mit der Aorta verbindet. Eine segmentale Teilung dieses Netzwerkes konnte ich anfänglich nicht nachweisen, es scheint dasselbe aber später durch die Segmente in diesem Sinne beeinflußt zu werden.

Ueberall treffen wir noch Bilder, welche die lokale Entstehung von Gefäßzellen außer Frage stellen und welche zeigen, daß auch bei Sauropsiden die Gefäßzellenbildung nicht nur an den ventralen Abschnitt der embryonalen Seitenplatte gebunden ist, sondern wie bei Selachiern die Gefäßzellen in verschiedensten Höhen der Splanchnopleura austreten.



Fig. 913. Querschnitt durch die vordere Rumpfgegend eines Embryos von Lacerta. Durch schlechte Konservierung und Schrumpfung sind die einzelnen Organe auseinandergerückt und gerade dadurch das mesenchymatöse Netzwerk für die Aorta (*ao*) gut zu übersehen.

Der andauernde Zuschuß von Zellen in das bisher gebildete weitmaschige Netz verdichtet dasselbe allmählich und dabei werden jene Streifen des Netzes, welche später zu bleibenden Gefäßen werden sollen, besonders betont.

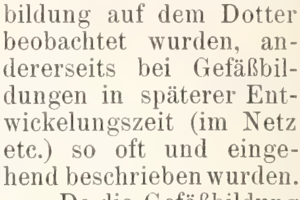
Waren in diesen Zügen des Netzes schon vorher einzelne getrennte Lichtungen sichtbar geworden, so vermehren sich dieselben jetzt derart, daß man stellenweise von einer mesenchymatösen Vorstufe der großen Gefäße ebenso gut sprechen kann wie bei der Bildung des Herzens (Fig. 913).

Es weitet sich also nicht etwa die in Fig. 912 sichtbare kleine Aortenlichtung langsam zum großen Gefäßlumen aus, sondern die an der Gefäßbildung Anteil nehmenden Zellen fügen sich den vorhandenen an und so wird das schon gebildete kleine Lumen bald darauf nur ein Maschenraum des größeren Netzwerkes sein.

Gerade so wie beim Herzrohr entsteht dann die einheitliche Lichtung der Gefäße durch langsames und stetiges Eröffnen der einzelnen Maschenräume ineinander und durch langsame Umordnung der Zellen zu geschlossenen endothelialen Wandungen.

Die Fig. 914 zeigt diesen Vorgang noch nicht völlig abgelaufen und es sind hier die verschiedenen histogenetischen Prozesse, welche

bei der Umwandlung feinster Gefäßzellenzüge und zellreicherer Stränge beobachtet werden können, dieselben, die einerseits bei der Gefäß-



bildung auf dem Dotter beobachtet wurden, andererseits bei Gefäßbildungen in späterer Entwickelungszeit (im Netz etc.) so oft und eingehend beschrieben wurden.

Da die Gefäßbildung in der Urwirbelregion in kranio-kaudaler Richtung erfolgt, so geben Schnitte, in größeren Abständen betrachtet, oft deutliche Entwickelungs-

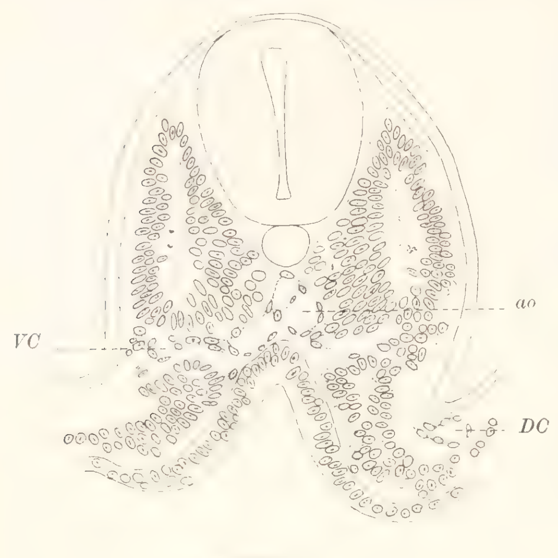


Fig. 914. Querschnitt durch die vordere Rumpfgegend eines Embryos von Anguis mit 15 Urwirbeln. *ao* Aorta. *VC* Vena cardinalis. *DC* Ductus Cuvieri.

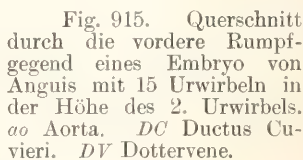
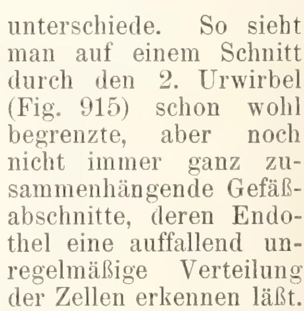


Fig. 915. Querschnitt durch die vordere Rumpfgegend eines Embryo von Anguis mit 15 Urwirbeln in der Höhe des 2. Urwirbels. *ao* Aorta. *DC* Ductus Cuvieri. *DV* Dottervene.



unterschiede. So sieht man auf einem Schnitt durch den 2. Urwirbel (Fig. 915) schon wohl begrenzte, aber noch nicht immer ganz zusammenhängende Gefäßabschnitte, deren Endothel eine auffallend unregelmäßige Verteilung der Zellen erkennen läßt.

Obwohl die Annahme einer allmählichen ersten Bildung der Gefäße in kaudaler Richtung zutreffend ist, so geht andererseits die Umgestaltung der Gefäßanlagen zu einheitlichen hohlen Röhren durchaus nicht in diesem Sinne, sondern regellos vor sich, und diese Unregelmäßigkeit z. B. in der Bildung der Aorta ist seit langem bekannt. Auf einem weiter kaudal gelegenen Schnitt durch denselben Embryo wie Fig. 914 und 915 sehen wir z. B. die Aorta schon ein-

heitlich, aber noch paarig vorhanden und sie steht mit dem außerembryonalen Gefäßnetz durch auffallend weite Quergefäße in Verbindung (Fig. 916), welche aus den seitlich am Darm gelegenen Zellenzügen (Fig. 912) entstanden sind.



Fig. 916. Querschnitt durch den Rumpf eines Embryo von Anguis mit 15 Urwirbeln in der Höhe des 11ten. *ao* Aorta. *qu* Quergefäß.



Fig. 917. Querschnitt durch den Rumpf eines Embryo von Anguis mit 11 Urwirbeln in der Höhe des 3ten. *ao* Aorta. *CV* Cardinalvene.

Der Vorgang der Aortenbildung ist der, daß im vordersten Rumpfabschnitt, welcher schon stark vom Dotter abgefaltet ist, die Aorta aus einer zwischen Darm, Chorda und Urwirbel gelegenen einheitlichen Netz von Gefäßzellen hervorgeht, und zwar treten stellenweise zunächst paarige Lichtungen auf, die später verschmelzen, oder das Gefäß legt sich aus dem Netz von vornherein unpaar an, nachdem seine paarige Anlage im Stadium der Fig. 914 vorübergehend angedeutet war.

Im flacheren mittleren und hinteren Rumpfabschnitt ist die netzförmige Anordnung der Gefäßzellenzüge für die Aorten nicht immer ausgesprochen (Fig. 917) und die Anlagen sind stets paarig. Die Vereinigung erfolgt erst in der Form gleichmäßiger endothelialer Röhren. Hier ist der Vorgang jenem bei Selachiern ähnlicher.

Bei der unregelmäßigen Verschmelzung der paarigen Endothelröhren der Aorten werden aber stellenweise wieder mesenchymatöse Stellen vorübergehend sichtbar.

Die Cardinalvene, welche aus einem verdichteten Längsstreifen des Netzes an der angegebenen Stelle hervorgeht, bildet sich anfänglich nur im Bereiche der vordersten Urwirbel, und es ist auffallend, daß die erste Anlage des Netzes ventral weiter herabreicht, als dasselbe später zur Ausbildung des Gefäßes benutzt wird. Es ist das Netz, soviel ich sehe, bis an die laterale Grenze der embryonalen Somatopleura vorhanden und aus ihm geht durch allmähliche Verdichtung eines Streifens der Ductus Cuvieri hervor.



Dieser Streifen liegt in einiger Entfernung vom vorderen Rande der ersten netzförmigen Anlage.

Ueber die erste Bildung der Kopfgefäße kann ich nur sagen, daß sie als einzelne kleinere, hintereinander gelegene Hohlräume im netzförmigen Kopfmesenchym sichtbar werden und außerdem ist im Hinblick auf die Entstehung des Ductus Cuvieri vielleicht bemerkenswert, daß namentlich beim Hühnchen, bei dem die netzförmige Anordnung der Gefäßzellen (Fig. 918) überhaupt ausgesprochener ist als bei Reptilien, die Kiemengefäße gleichfalls in einzelnen ersten, netzförmigen breiteren Anlagen sichtbar sind, welche erst später zu den schmäleren Gefäßen zusammengedrängt werden.

Fig. 918. Querschnitt durch den Vorderrumpf eines Hühnerembryos mit 11 Urwirbeln. *ao* Aorta. *ch* Chorda. *CV* Cardinalvene. *g* Gefäßzellennetz zwischen beiden. *DC* Ductus Cuvieri. *pm*, *vm* parietales, viscerales Blatt des Mesoderms. *dg* Dottergefäß.

Es läßt sich also für die Genese der embryonalen Gefäße der Amnioten zur Zeit ein Urteil dahin fassen, d a ß d i e L e h r e v o n d e r l o k a l e n E n t s t e h u n g d e r G e f ä ß z e l l e n a u c h h i e r G e l t u n g b e s i t z t und daß die von His und Vialleton gegebenen Flächenbilder, ferner die Rekonstruktionsbilder von Türstig in dem Sinne zu deuten sind, daß die im Embryo sichtbaren ersten Gefäßzellenstränge nicht als Sprossen außerembryonaler Gefäßanlagen entstanden sind, sondern vielmehr ihre Entstehung aus einzelnen, in loco entstandenen und netzförmig vereinigten Gefäßzellen nehmen.

Litteratur.

Agassiz, L. *Contributions to the natural history of the United States of America. Vol. II.* **1857.**

Afanassieff. *Ueber die Entwickelung der ersten Blutbahnen im Hühnerembryo. Sitzungsber. der math.-naturw. Kl. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Bd. LIII. Abt. II.* **1866.**

— *Zur embryonalen Entwickelungsgeschichte des Herzens. Bull. de l'Acad. imp. de St. Pétersbourg. T. XIII.* **1868.**

Assheton, R. *An experimental examination into the growth of the blastoderm of the chick.* **1896.**

— *The development of the Pig. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLI. N. S. CLXIII.*

Aubert. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Fische. II. Die Entwickelung des Herzens und des Blutes im Hechtei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII.* **1856.**

v. Baer, K. E. *Untersuchungen über die Entwickelungsgesch. der Fische. Leipzig* **1835.**

— *Ueber Entwickelungsgeschichte der Tiere. I. Teil* **1828.** *II. Teil* **1837.**

Balfour. *The development of the blood vessels of the chick. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XIII.* **1873.**

— *A monograph on the development of elasmobranch fishes. London* **1878.**

— *and* **Deighton.** *A renewed study of the germinal layers of the chick. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXII.* **1882.**

Ballowitz. *Die Gastrulation der Ringelnatter. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX.* **1901.**

— *Die Entwickelungsgeschichte der Kreuzotter (Pelias berus Merr.). Teil I. Jena* **1903.**

Bambeke, Van. *Recherches sur le développement du Pelobate brun. Mémoir. couronnés etc. publiés par l'Académie royale de Belgique.* **1867.**

Baumgaertner. *Beobachtungen über die Nerven und das Blut. Freiburg* **1830.**

Bellonci. *Blastoporo e linea primitiva dei Vertebrati. Reale Accad. dei Lincei. Anno CCLXXXI. Roma* **1883—84.**

Beneden, Van, *et* **Julin.** *Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères. Arch. de biologie. T. V.* **1884.**

Blaschek. *Untersuchung über Herz, Endocard, Pericard und Pericardialhöhle. Mitteil. a. d. embryol. Inst. d. Univ. Wien. N. F. H. 1.* **1886.**

Boecke. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Teleostier. Petrus Camper. Bd. II.* **1903.**

Bonnet. *Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1884** *u.* **1889.**

— *Grundriß der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin* **1891.**

— *Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anat. Hefte.* **1897** *und* **1901.**

Brachet. *Recherches sur le développement du coeur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens urodèles (Triton alp.). Arch. d'anat. micr. T. II. F. 2.* **1898.**

— *Recherches sur l'ontogenèse des Amphibiens urodèles et anoures. Arch. de biol. T. XIX.* **1902.**

— *Recherches sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les Amphibiens. Ibidem. T. XIX.* **1903.**

Brauer. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrb. Bd. XII.* **1899.**

Braun. *Die Entwickelung des Wellenpapageies. Arb. a. d. zool.-zootom. Inst. zu Würzburg.* **1882.**

Clarke, S. F. *The habits and embryology of the American Alligator. Journ. of Morphology. Vol. V.* **1891.**

Corning. *Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI.* **1890.**

— *Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. XXVII.* **1899.**

Courty. *Sur la structure et sur les fonctions des appendices vitellins de la vésicule ombilicale du poulet. Annales des sciences naturelles. Troisième Série. Zoologie. T. IX.* **1848.**

v. Davidoff. *Ueber die Entstehung des Endocardepithels bei den Reptilien. Festschr. für C. Gegenbaur. Leipzig, Engelmann,* **1896.**

Dean. *The early development of Gar-Pike and Sturgeon. Journ. of Morph. Vol. XI.* **1895.**

— *The early development of Amia. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXXVIII. N. S.* **1896.**

Dendy. *Outlines of the development of the Tuatara, Sphenodon (Hatteria) punctatus. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XLII.* **1899.**

Disse. *Die Entstehung des Blutes und der ersten Gefäße im Hühnerei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI.* **1879.**

Drasch. *Die Bildung der Somatopleura und der Gefäße beim Hühnchen. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894.**

Duval. *De la formation du blastoderme dans l'oeuf d'oiseau. Bibliothèque de l'École des hautes études. Sect. des sciences natur. T. XXIX.* **1884.**

— *Le placenta des rongeurs. Journ. de l'anat. et de la physiol. Années* **1889—1892.**

Duval. *Atlas d'embryologie. Paris* **1889.**
— *Études sur l'embryologie des Chéiroptères. Journ. de l'anat. et de la physiol.* **1897.**
Emmert. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachier, insbesondere nach Untersuchungen an jüngeren Embryonen von Torpedo marmorata. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI.* **1900.**
Eternod. *Premiers stades de la circulation sanguine dans l'oeuf et l'embryon humains. Anat. Anz. Bd. XV.* **1898.**
Eycleshеimer. *The early development of Amblystoma with observations on some other vertebrates. Journ. of Morph. Vol. X.* **1895.**
Fleischmann. *Embryologische Untersuchungen. Heft 1 u. 2.* **1889** *u.* **1891.**
Gasser. *Ueber die Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV.* **1877.**
— *Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen. Marburg* **1878.** *Kassel* **1879.**
— *Beiträge zur Kenntnis der Vogelkeimscheibe. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch.* **1882.**
— *Der Parablast und der Keimwall der Vogelkeimscheibe. Marburger Sitzungsber.* **1883.**
— *Eierstocksei und Eileiterei des Vogels. Marburger Sitzungsber.* **1884.**
Gensch. *Das sekundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische. Inaug-Diss. Königsberg* **1882.**
Goette. *Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Vorl. Mitteil. Centralbl. f. d. med. Wissensch. Jahrg. 7.* **1869.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X.* **1874.**
— *Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig* **1875.**
— *Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Tiere. Heft 5. Entwickelungsgeschichte des Flußneunauges. Hamburg und Leipzig* **1890.**
Gregory, E. H. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Anat. Hefte. Bd. XX.* **1902.**
— *Observations on the development of the excretory system in turtles. Zool. Jahrb. Bd. XIII.* **1900.**
Hatta. *Contributions to the morphology of Cyclostomata. I. On the formation of the heart in Petromyzon. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. V.* **1891.**
— *On the formation of the germinal layers in Petromyzon. Ibidem. Vol. V.* **1891.**
— *On the development of pronephros and segmental duct in Petromyzon. Journ. of the Coll. of Sc. Tokio. Vol. XIII.* **1900.**
Heape. *The development of the mole (Talpa Europaea). Quart. Journ. N. S. XXIII.* **1883.**
Henneguy. *Recherches sur le développement des poissons osseux. Journ. de l'anat. et de la physiol. T. XXIV.* **1888.**
Hensen. *Beobachtung über die Befruchtung und Entwickelung des Meerschweinchens und Kaninchens. Arch. f. Anat. u. Physiol. Bd. I.* **1875/76.**
Hertwig, O. *Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. I. u. II. Teil. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XV u. XVI.* **1882** *u.* **1883.**
Hill. *The placentation of Perameles. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XL.* **1898.**
— *Contributions to the embryology of the Marsupialia. Ibidem. Vol. XLIII.* **1900.**
His. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Leipzig* **1868.**
— *Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgesch.* **1875.**
— *Neue Untersuchungen über die Bildung dés Hühnerembryos. Arch. f. Anat. u. Phys.* **1877.**
— *Die Lehre vom Bindesubstanzkeim. Arch. f. Anat. u. Physiol.* **1882.**
— *Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Abhandl. d. math.-naturw. Kl. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XXVI.* **1900.**
Hochstetter. *Entwickelung des Venensystems der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel u. Bonnet. Bd. III.* **1893.**
— *Ueber die Entwickelung der Dottersackcirkulation bei Scyllium stellare. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVI.* **1905.**
Hoffmann, C. K. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Naturk. Verh. d. koninkl. Akad. Deel XXIII.* **1882.**
— *Die Bildung des Mesoderms etc. Veröffentl. durch die Kgl. Akad. d. Wissensch. zu Amsterdam.* **1883.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XL.* **1884.**
— *Weitere Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XI.* **1886.**
— *Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. VI. Abt. III. Reptilien. III. Schlangen und Entwickelungsgeschichte der Reptilien.* **1890.**
— *Ueber die Entstehung der endothelialen Anlage des Herzens und der Gefäße bei Hai-Embryonen (Acanthias vulgaris). Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.**
— *Untersuchungen über den Ursprung des Blutes und der blutbildenden Organe. Verh. d. koninkl. Akad. van Wetensch. te Amsterdam.* **1893.**

Hoffmann, C. K. *Zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße in den Selachiern. Morph. Jahrb. Bd. XIX.* **1893.**
— *Zur Entwickelungsgesch. des Venensystems bei den Selachiern. Ebenda. Bd. XX.* **1894. 1893.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachii. Ebenda. Bd. XXIV.* **1896.**
Holbrook. *The origin of the endocardium in bony Fishes. Bull. of the Mus. of comp. Zool. Vol. XXV. Cambridge. Mass.* **1894.**
Houssay. *Études d'embryologie sur les vertébrés. L'Axolotl. Arch. de zool. exp. et gén. Sér. 2. T. VIII.* **1890.**
— *Développement et morphologie du parablaste et de l'appareil circulatoire. Ibidem. Sér. 3. T. I.* **1893.**
Hubrecht. *Keimblätterbildung und Placentation des Igels. Anat. Anz. Bd. III.* **1888.**
— *Studies in mammalian embryology. II. The development of the germinal layers of Sorex vulgaris. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXXI.* **1890.**
— *Studies. III. The placentation of the Shrew (Sorex vulgaris L.). Ibidem. Vol. XXXV.*
— *Die Keimblase von Tarsius. Festschr. f. Gegenbaur. Bd. II. Leipzig* **1896.**
— *Ueber die Entwickelung der Placenta von Tarsius und Tupaja nebst Bemerkungen etc. Proceedings of the fourth International Congress of Zoology. Cambridge 1898. London* **1899.**
— *Furchung und Keimblattbildung bei Tarsius spectrum. Verhandl. d. koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Ser. 2. Deel VIII.* **1902.**
Janošik. *Beiträge zur Kenntnis des Keimwulstes bei Vögeln. Sitzungsber. d. K. Akad. zu Wien. Bd. LXXXIV. Abt. III.* **1881.**
— *Le développement des globules sanguins chez les Amniotes. Bibliographie anatomique. T. X.* **1901.**
Junglöw. *Ueber die Anlage des Herzens bei Lacerta agilis. Anat. Anz. Jahrg. 4.* **1889.**
Kästner. *Ueber die Unterbrechung der Bebrütung von Hühnereiern als Methode zur Erzeugung von Mißbildungen. Verh. d. Anat. Ges. VII. Vers.* **1896.**
Keibel. *Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen). Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch.* **1889.**
— *Ein sehr junges menschliches Ei. Ebenda.* **1890.**
— *Die Entwickelung des Mesoblast beim Schaf. Verh. d. Anat. Ges. Straßburg* **1894.**
— *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. Morph. Arb. Bd. III u. V.* **1894** *u.* **1896.**
— *Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Schweines. Jena* **1897.**
— *Normentafel zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Heft II. (Keibel und Abraham, Normentafel zur Entwickelungsgesch. d. Huhnes [Gallus domesticus].)* **1900.**
Klein. *Das mittlere Keimblatt in seinen Beziehungen zur Entwickelung der ersten Blutgefäße und Blutkörperchen im Hühnerembryo. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. LXIII.* **1871.** *(Ausführl. Besprechung der älteren Litteratur.)*
Kölliker. *Ueber die Blutkörperchen eines menschlichen Embryo und die Entwickelung der Blutkörperchen bei Säugetieren. Zeitschr. f. rat. Med. Bd. IV.* **1846.**
— *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig* **1861** *u.* **1879.**
— *Zur Entwickelung der Keimblätter im Hühnerei. Verh. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg. N. F. Bd. VIII.* **1875.**
— *Die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift. Leipzig* **1882.**
— *Ueber die Nichtexistenz eines embryonalen Bindegewebskeimes. Sitzungsber. der Phys.-med. Ges. zu Würzburg.* **1884.**
— *Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL.* **1884.**
— *Grundriß der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig* **1884.**
Kollmann. *Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Arch. f. Anat. u. Entwg.* **1884.**
— *Gemeinsame Entwickelungsbahnen der Wirbeltiere. Gedenkschrift zur Eröffnung des Vesalianum in Basel. Leipzig* **1885.**
Kopsch. *Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scylliumembryonen. Verh. d. Anat. Ges. XII. Vers. in Kiel.* **1898.**
— *Ueber die Bedeutung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XIX.* **1902.**
Kupffer. *Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV.* **1868.**
— *Die Entwickelung des Herings im Ei. Jahresber. d. Komm. z. wissenschaftl. Unters. d. deutschen Meere in Kiel. Bd. IV—VI.* **1874, 1875, 1876.**
— *u.* **Benecke.** *Die ersten Entwickelungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg* **1878.**
— *Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifens. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1882.**
— *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. Heft 1. Acipenser sturio.* **1893.**

Kupffer. *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. Heft 4. Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. München* **1900.**
Lereboullet. *Recherches sur le développement du Brochet, de la Perche et l'Écrevisse. Annal. d. scienc. nat. Sér. 4. T. I.* **1854.**
— *Recherches d'Embryologie comparée. IIe Partie. Embryologie du Lézard. Paris* **1863.**
Marshall. *The development of the blood-vessels of the frog. Stud. Biol. Lab. Owens Coll. Vol. II.* **1890.**
— *Vertebrate-embryology.* **1893.**
Martin. *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Stuttgart* **1901.**
Maurer. *Die Entwickelung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII.* **1889.**
Mayer, P. *Ueber die Entwickelung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. Mitt. d. zool. Stat. Neapel. Bd. VII.* **1886/87.**
Mehnert. *Ueber Ursprung und Entwickelung des Hämovasalgewebes (Gefäßhofsichel) bei Emys lutaria taurica und Struthio camelus.* **1896.**
Minot u. **Taylor.** *Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Kaninchens. Heft V der S. Jena, Gust. Fischer,* **1905.**
Mitsukuri u. **Ishikawa.** *On the formation of the germinal layers in Chelonia. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXVII.* **1887.**
— *Further studies on the formation of the germinal layer in Chelonia. Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. Japan. Tokio* **1893.**
— *On the process of the gastrulation in Chelonia. Ibid.* **1894.**
Muthmann. *Ueber die erste Anlage der Schilddrüse und deren Beziehung zur ersten Anlage des Herzens bei Amphibien, insbes. bei Triton alp. Anat. Hefte. Bd. XXVI.* **1904.**
Noeldecke. *Die Herkunft des Endocardepithels bei Salmo salar. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXV.* **1899.**
Nussbaum. *Zur Entwickelungsgeschichte der Gefäßendothelien und der Blutkörperchen bei den Anuren. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau.* **1894.**
Oellacher. *Ueber die erste Entwickelung des Herzens und der Pericardial- oder Herzhöhle bei Bufo cin. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V.* **1869.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungeu am Bachforellenei. II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII.* **1873.**
Pander. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Ei. Würzburg* **1817.**
Popoff. *Die Dottersackgefäße des Huhnes. Wiesbaden* **1894.**
Prévost et **Lebert.** *Sur la formation des organes de la circulation et du sang dans l'embryon du poulet. Annales des Sc. nat.* **1844.**
Rabl. *Ueber die Bildung des Herzens bei Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XII.* **1887.**
— *Ueber die Entwickelung des Venensystems der Selachier. Festschr. z. 70. Geburtstage Rudolf Leuckart's. Leipzig* **1892.**
— *Theorie des Mesoderms. I. Morph. Jahrb.* **1892.**
Rabaud. *Sur l'origine entodermique des vaisseaux sanguins. Compt. rend. hebdom. u. s. w. T. III. S. 10.* **1896.**
— *Sur le parablaste et l'entoderme vitellin du blastoderme de poule. Ibid.* **1899.**
Raffaele. *Sistema vascolare nei Selacei. Mitt. Zool. Stat. Neapel.* **1892.**
Rathke. *Abhandlung zur Bildung und Entwickelung der Menschen und Tiere. Leipzig* **1832/33.** *II. Teil. Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Blennius viviparus.*
Rauber. *Ueber den Ursprung des Blutes und der Bindesubstanzen. Sitzungsber. d. Naturf. Ges. zu Leipzig.* **1877.**
— *Primitivstreifen und Neurula der Wirbeltiere in normaler und pathologischer Beziehung. Leipzig* **1877.**
Reichert. *Das Entwickelungsleben im Wirbeltierreich. Berlin* **1840.**
— *Beobachtungen über die ersten Blutgefäße bei Fischembryonen. Studien des phys. Inst. zu Breslau.* **1858.**
Remak. *Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin* **1850/55.**
Robinson. *Observations upon the development of the segmentation cavity, the archenteron, the germinal layers, and the amnion in Mammals. Quart. Journ. of micr. Sc. N. S. Vol. XXXIII.* **1892.**
Rudnew. *Ueber die Entwickelung des Endothels im Herzen der Amphibien. Arbeiten aus d. zool. Inst. d. Univ. Warschau.* **1892.**
— *Note sur le développement de l'endothélium du cœur chez les Amphibiens. Travaux du labor. de zootomie de l'univers. de Varsovie.* **1892.** *(Russisch.)*
Rückert. *Ueber den Ursprung des Herzendothels. Anat. Anz. No. 12.* **1887.**
— *Ueber die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Ebenda. Bd. II.* **1887.**
— *Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachierembryonen. Biol. Centralbl. Bd. VIII. No. 13/14.* **1888.**
— *Die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier. Festschr. z. 70. Geburtstage von Karl v. Kupffer. Jena* **1899.**

Rückert. *Ueber die Abstammung der bluthaltigen Gefäßanlagen beim Huhn und über die Entstehung des Randsinus beim Huhn und bei Torpedo. Sitzungsber. der K. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. XXXII.* **1903.**

Rusconi. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre. Paris* **1854.**

Ryder. *The development of the Toad-fish. Amer. Natur. Vol. XX.* **1886.**

— *The development of the Sea-bass. Ibid. Vol. XXII.* **1888.**

— *On the development of osseous fishes. Including marine and freshwater forms. Rep. of the Commissioner of Fish and Fisheries.* **1885.**

Salensky. *Sur le développement du cœur chez les embryons de la grenouille. Compt. rend. des séanc. du 3. Congr. intern. de zool. Leyde.* **1895.**

Saxer. *Ueber die Entwickelung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weißen Blutkörperchen. Anat. Hefte. Bd. VI.* **1896.**

— *Ueber die Abstammung der roten und weißen Blutkörperchen von den primären Wanderzellen. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. Bd. VII.* **1896.**

Schauinsland. *Beiträge zur Biologie und Entwickelung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwickelung der Sauropsiden. Anat. Anz. Bd. XV.* **1899.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I, II, III. Zoologica. Originalabhandlungen aus dem Gesamtgebiete der Zoologie. Bd. XVI. Heft 39.* **1903.**

Schultz. *Das System der Cirkulation in seiner Entwickelung durch die Tierreihe und im Menschen. Stuttgart und Tübingen bei Cotta.* **1836.**

Schwann. *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin* **1839.**

Schwink. *Ueber die Entwickelung des Herzendothels bei Amphibien. Anat. Anz. Bd. V.* **1890.**

— *Untersuchungen über die Entwickelung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XVII.* **1891.**

Scott. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. VII.* **1882.**

Selenka. *Studien über Entwickelungsgeschichte der Tiere. Heft IV u. V.* **1887** *u.* **1891.**

— *Menschenaffen. 4. u. 5. Lief.* **1900** *u.* **1903.**

Semon. *Zoologische Forschungsreisen in Australien u. s. w. Bd. II: Monotremen und Marsupialier. 1. Lief. Jena* **1894.**

Smiechowski. *Die Bedeutung der Megasphären in der Keimscheibe des Hühnchens. Anat. Hefte.* **1892.**

Sobotta. *Ueber Mesoderm-, Herz-, Gefäß- und Blutbildung bei Salmoniden. Verh. d. Anat. Ges. auf d. 8. Vers. zu Straßburg.* **1894.**

— *Die Gastrulation von Amia calva. Verh. Anat. Ges.* **1896.**

— *Ueber die Entwickelung des Blutes, des Herzens und der großen Gefäßstämme der Salmoniden nebst Mitteilungen über die Ausbildung der Herzform. Anat. Heft LXIII (Bd. XIX. Heft 3).* **1902.**

v. Spee. *Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neurentericus. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1889.**

Strahl. *Ueber den Gefäßhof von Lacerta agilis. Marb. Sitzungsber.* **1882.**

— *Beiträge zur Entwickelung von Lacerta agilis. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.* **1882.**

— *Beiträge zur Entwickelung der Reptilien. Ebenda.* **1883.**

— *Ueber die Anlage des Gefäßsystems in der Keimscheibe von Lacerta agilis. Marb. Sitzungsber.* **1883.**

— *Bemerkungen über den Kreislauf bei Embryonen von L. agilis und vivipara. Ebenda.* **1884.**

— *Ueber Entwickelungsvorgänge am Vorderende des Embryo von Lacerta agilis. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.* **1884.**

— *Der Parablast der Eidechse. Marb. Sitzungsber.* **1885.**

— *Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV.* **1887.**

— *und* **Carius.** *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Körperhöhlen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Bd. XV.* **1889.**

Stricht, Van der. *Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs du sang. Arch. de biol. T. XII.* **1892.**

— *Sur l'existence d'îlots cellulaires à la périphérie du blastoderme de poulet. Anat. Anz. T. VIII.* **1893.**

— *De la première origine du sang et des capillaires dans l'aire vasculaire du lapin. Comptes rend. de la Soc. de biol. S. 10. T. II.* **1895.**

— *Origine des globules sanguins, de l'aorte et de l'endocarde chez les embryons de Sélachiens. Ibidem.* **1896.**

— *L'origine des premières cellules sanguines et des premiers vaisseaux sanguins dans*

l'aire vasculaire de chauves-souris. Bull. de l'Acad. Roy. de méd. de Belgique. S. 4. T. XIII. ***1899.***

Swaen. *Étude sur le développement des feuillets et des premiers îlots sanguins dans le blastoderme de la Torpille (Torpedo ocellata). Ibidem. T. IX.* ***1885.***

— *et* **Brachet.** *Étude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons Téléostéens. Arch. de biol. T. XVI.* ***1899.***

Türstig. *Untersuchungen über die Entwickelung der primitiven Aorten. Schrift. herausgegeben v. d. Naturf.-Ges. bei d. Univ. Dorpat. Bd. I.* ***1884.***

Uskow. *Die Blutgefäßkeime und deren Entwickelung bei einem Hühnerembryo. Mém. de l'Acad. Impér. des scienc. de St. Pétersbourg. S. 7. T. XXXV.* ***1887.***

Vialleton. *Développement des aortes chez l'embryon de poulet. Journ. de l'anat. T. XXVIII.* ***1892.*** *Compt. rend. hebdom. d. séanc. et Mém. de la Soc. de biol. T. III.* ***1891.***

— *Sur l'origine des germes vasculaires dans l'embryon de poulet. Anat. Anz. Bd. VII.* ***1892.***

Virchow, H. *Der Dottersack des Huhnes. Internat. Beitr. z. wissensch. Med. Festschr., R. Virchow gewidmet zur Vollendung seines 70. Lebensjahres.* ***1891.***

— *Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. Suppl.* ***1892.***

— *Das Dotterorgan der Wirbeltiere (Fortsetzung). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL.* ***1892.***

— *Ueber die Entwickelung des Gefäßbezirkes auf dem Selachierdottersack. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin.* ***1895.***

— *Ueber Dottersacknaht und primären Kreislauf bei Selachiern. Ebenda.* ***1897.***

— *Blutinseln und Gefäßbezirk von Torpedo ocellata. Ebenda.* ***1898.***

Völtzkow. *Keimblätter, Dottersack und erste Anlage des Blutes und der Gefäße bei Crocodilus madagascariensis. Abh. Senckenb. Naturf. Ges. Bd. XXVI.* ***1901.***

— *Die Bildung der Keimblätter von Podocnemis madagascariensis Grand. Abh. Senckenb. Naturf. Ges. Bd. XXVI.* ***1901.***

Vogt. *Embryologie des Salmones. Neuchâtel* ***1842.***

Wenckebach. *The development of the blood corpuscles in the embryo of Perca fluviatilis. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XIX.* ***1885.***

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII.* ***1886.***

— *Der Gastrulationsprozeß bei Lacerta agilis. Anat. Anz. Bd. VI.* ***1891.***

Wheeler. *The development of the urogenital organs of the Lamprey. Zool. Jahrb. Bd. XIII. Heft 1.* ***1899.***

Will. *Bericht über Studien zur Entwickelungsgeschichte von Platydactylus mauritanicus. Sitzungsber. des Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Phys.-math. Kl.* ***1889.***

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Zool. Jahrb. Bd. VI. I. u. II.* ***1893.***

Wilson. *The embryology of the Sea-bass (Seranus atrarius). Bull. of the United States Fish Commission. Vol. IX. for* ***1889.***

Wolff. *Theorie von der Generation. Berlin* ***1764.***

Wolff, W. *Ueber die Keimblätter des Huhns. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI.* ***1882.***

Ziegler, H. E. *Die Embryonalentwickelung von Salmo salar. Inaug.-Diss. Freiburg* ***1882.***

— *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX.* ***1887.***

— *Der Ursprung der mesenchymatösen Gewebe bei den Selachiern Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII.* ***1888.***

— *Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. IV.* ***1889.***

— *Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralb. Bd. XI.* ***1891.***

— *und* **Ziegler, F.** *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* ***1891.***

— *Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbeltieren. Verhandl. d. Deutsch, zool. Ges. zu Leipzig.* ***1892.***

— *Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbeltiere. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B.* ***1894.***

— *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena, Gustav Fischer,* ***1902.***

Zumstein. *Ueber das Mesoderm der Vogelkeimscheibe. Inaug.-Diss. Bern* ***1887.***

Berichtigungen und Zusätze zu Band I. 1. Teil.

1) W. Waldeyer, Die Geschlechtszellen.

a) S. 90, Z. 26 v. o. lies „männlichen“ statt „nämlichen“.

b) S. 141, Z. 2 v. o. müssen die beiden ersten Worte: „nach vorn“ wegfallen; somit lautet der Satz: „Die beiden mittleren Fäden divergieren nach hinten ventral und dorsal“.

c) S. 141, Z. 11 v. o. ist hinter „ebenso wie“ einzuschalten („Fig. 50g“), so daß es lautet: „ebenso wie (Fig. 50g) sein proximales und seine beiden distalen Endknöpfchen“. — In Fig. 36 B sind nämlich nur die beiden divergierenden Fäden, nicht aber deren Knöpfchen zu sehen.

d) S. 143, Z. 3 v. o. lies „Wiedersperg“, statt „Widersperg“; ebenfalls S. 143 Alin. 2 (Kleindruck) Z. 2 v. o., und in den Figurenerklärungen S. 144, Figg. 41 und 42.

e) S. 253, Z. 14 v. u. muß es heißen „Endoplasma“ statt „Exoplasma“.

f) S. 258, Z. 19 v. u. lies „Arthropoden“ statt „Anthropoden“.

g) S. 264, Z. 5 v. o. lies „Mikropyle“ statt „Mikrophyle“.

h) Auf p. 377 ist, nach Wm. Turner, mitgeteilt, daß bei Laemargus borealis keine besonderen Geschlechtsausführungsgänge vorhanden wären. Es ist dies ein Irrtum, den Sir Wm. Turner, wie ich auch durch Herrn Kollegen van Wijhe erfahre, bereits selbst berichtigt hat, vergl. Journ. of Anatomy and Physiology, Vol. XII, p. 604, 1878 und ibid. Vol. XIX, p. 221, 1885.

2) Richard Hertwig, Der Furchungsprozeß. Auf p. 603 muß die Erklärung von Fig. 207 lauten: I—III 3 Furchungsstadien von Rana fusca (anstatt R. temporaria).

3) Oscar Hertwig, Die Lehre von den Keimblättern.

a) Auf p. 712 ist statt Cenegenese zu lesen Cenogenese.

b) Zu der auf p. 819 gegebenen historischen Darstellung von der Lehre, nach welcher zwei zeitlich getrennte Phasen der Gastrulation zu unterscheiden sind, ist noch ergänzend zu bemerken, daß Keibel bereits in seiner Arbeit über die Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Arch. f. Anat u. Phys. 1889, p. 52 und 53) dafür eingetreten ist, die Gastrulation der Säuger als in zwei Phasen verlaufend aufzufassen.

Register.

A.

B.

C.

D.

E.

F.

G.

H.

I, J.

K.

L.

M.

N.

O.

P.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

Z.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN UND EXPERIMENTELLEN

ENTWICKELUNGSLEHRE DER WIRBELTIERE

BEARBEITET VON

Prof. Dr. BARFURTH, Rostock, Prof. Dr. BRAUS, Heidelberg, Docent Dr. BÜHLER, Zürich, Prof. Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Prof. Dr. FELIX, Zürich, Prof. Dr. FLEMMING (†), Kiel, Prof. Dr. FRORIEP, Tübingen, Prof. Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Prof. Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Prof. Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Prof. Dr. RICHARD HERTWIG, München, Prof. Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Prof. Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Prof. Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFFER (†), München, Prof. Dr. MAURER, Jena, Prof. Dr. MOLLIER, München, Docent Dr. NEUMAYER, München, Prof. Dr. PETER, Greifswald, Docent Dr. H. POLL, Berlin, Prof. Dr. RÜCKERT, München, Prof. Dr. SCHAUINSLAND, Bremen, Prof. Dr. STRAHL, Gießen, Prof. Dr. WALDEYER, Berlin, Prof. Dr. ZIEHEN, Berlin

HERAUSGEGEBEN VON

DR. OSKAR HERTWIG

O. Ö. PROF., DIREKTOR D. ANATOM.-BIOLOG. INSTITUTS IN BERLIN

ERSTER BAND. ZWEITER TEIL

MIT 213 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1906

Inhaltsverzeichnis

zu Band I, Teil 2.



Sechstes Kapitel.

Die Entwickelung der äusseren Körperform der Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten 2 Monaten.

Von

Professor **F. Keibel.**

Die äußeren Formen der Wirbeltierembryonen in den verschiedenen Stadien ihrer Entwickelung sind natürlich bedingt durch ihren ganzen inneren Aufbau und bis ins einzelne nicht zu verstehen, wenn wir diesen inneren Aufbau nicht ganz genau kennen. Es dürfte aber heute kaum möglich sein, die äußere Form von einigen wenigen älteren Embryonen in dieser Art zu analysieren, geschweige denn die Formenreihen der Embryonen von den hauptsächlichsten Typen aller Wirbeltiere. Auch zeigt schon die Stellung dieses Kapitels im Plane des ganzen Werkes, daß wir hier nicht die oben angedeutete Aufgabe zu lösen haben, sondern daß es sich darum handelt, zunächst in großen Zügen einen Ueberblick darüber zu geben, in welcher Weise die Entwickelung bei den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere verläuft, denn die Grundzüge der Entwickelung prägen sich natürlich auch in der äußeren Gestalt aus. Da die übrigen Kapitel des Werkes die Entwickelung nach den Organsystemen behandeln, so wird dort selbstverständlich die Entwickelung der einzelnen Tiere nicht im Zusammenhange dargestellt werden können. Damit erwächst dem Kapitel, welches die äußere Körperform der Wirbeltierembryonen darstellt, auch die Aufgabe, es dem Leser zu erleichtern, die Bruchstücke, welche er in den anderen Kapiteln von der Entwickelung der einzelnen Tierklassen erhält, in der Weise zusammenzufügen, daß sie die Gesamtentwickelung jeder dieser Tierklassen verstehen lassen. Ich habe geglaubt, beiden Aufgaben am besten gerecht zu werden, wenn ich das Hauptgewicht auf Reihen guter Abbildungen legte. Einige derselben konnte ich eigenen Arbeiten entnehmen, einige habe ich direkt für dieses Buch zeichnen lassen, viele andere verdanke ich dem Entgegenkommen befreundeter Kollegen, oder ich habe sie den verschiedensten Publikationen entnommen. Oft war es schwer, aus der Fülle der Darstellungen die Wahl zu treffen, in anderen Fällen war die Auswahl gering und noch dazu die Darstellungen nicht derart, wie sie gerade für unseren Zweck erwünscht erschienen. Eine durchgehende Einheitlichkeit der Darstellung war, so sehr ich sie anstrebte, nicht zu erreichen.

In einigen Jahren wird das in erhöhtem Maße möglich sein, wenn erst eine größere Zahl der von m i r (A. L. II) herausgegebenen

Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere erschienen sind, auch jetzt schon wurde ich wesentlich durch sie unterstützt, weil ich nicht nur die schon erschienenen Normentafeln benutzen konnte, sondern mir die Herren Mitarbeiter auch bis dahin noch nicht veröffentlichte Zeichnungen für meine Zwecke zur Verfügung stellten.

In der Besprechung der Abbildungen werde ich, um möglichst viel Raum für diese selbst zu behalten, kurz sein. Besondere Berücksichtigung soll die Entwickelung der Physiognomie erfahren. Die Frage, ob und wie weit es bis dahin möglich ist, die Formausgestaltung der Wirbeltierembryonen auf allgemeine mechanische Gesetze zurückzuführen, werde ich nur ganz kurz behandeln.

Zum Schlusse werde ich dann noch zusammenfassend eine Reihe von Einflüssen besprechen, welche sich in der ganzen Reihe der Wirbeltiere bei der Formausgestaltung der Embryonen geltend machen. Als solche Einflüsse fasse ich auf:

1) die größere oder geringere Menge von Nahrungsstoffen (Deutoplasma, Dotter) in den Eiern der verschiedenen Tiere;
2) die Größe der Eier resp. die größere oder geringere Menge des in ihnen enthaltenen Protoplasmas;
3) das Medium, in welchem sich das Ei entwickelt;
4) das frühere oder spätere Auftreten einzelner Organsysteme;
5) die Vererbung.

Im Anschlusse an die Besprechung des Einflusses der Vererbung für die Ausgestaltung der äußeren Form der Embryonen bleibt dann schließlich zu erörtern, ob die Embryonen der verschiedenen Wirbeltiere in ihrer äußeren Form Vorfahrenstadien wiederholen.

1. Amphioxus lanceolatus.

Wenn wir den Versuch unternehmen, die Entwickelung der äußeren Körperformen des Amphioxus zu verfolgen, so tritt uns eine Schwierigkeit entgegen, welche wir bei allen Tieren zu überwinden haben, aber kaum je in so hohem Grade. Das Ei des Amphioxus enthält nur wenig Dotter, und in dem Maße, wie der Dotter aufgebraucht wird, werden die Embryonen und Larven durchsichtiger und durchsichtiger, bis sie schließlich glashell erscheinen. Da ist äußere Form von innerer Organisation schwer zu trennen, und es ist selbstverständlich, daß die Autoren, um möglichst viel in wenigen Abbildungen zu geben, bei ihren Zeichnungen vielfach die äußere Form der inneren Organisation gegenüber geradezu vernachlässigt haben.

Ich folge in meiner Darstellung Hatschek (A. L. III$_1$, 81), Lankester und Willey (90) und Willey (A. L. III$_1$, 91), deren Arbeiten auch die hier gegebenen Abbildungen entnommen sind. In der Entwickelung des Amphioxus kann man mit Willey (A. L. III$_1$, 91) 4 Hauptperioden unterscheiden:

1) Die Periode der Embryonalentwickelung. Diese Periode dauert 42 Stunden und schließt ab mit dem Auftreten des links gestellten Mundes und der 1. Kiemenspalte. In dieser Periode lebt der Embryo von dem ihm vom Muttertiere mitgegebenen Dotter.

2) Die Periode der jungen Larve. Dicht rechts von der ventralen Medianlinie erscheinen in metamerer Anordnung 12–15 Kiemenspalten, welche später ganz auf die rechte Seite rücken. Gegen Schluß dieser Periode treten die Metapleuralfalten auf, und der Peribranchialraum

(Atrium) schließt sich von caudal her durch Verschmelzung der kleinen Subatrialleisten, welche sich an den inneren Flächen der Metapleuralfalten entwickeln. Die Larven sind ausgesprochen asymmetrisch gebaut.

3) Die Periode der älteren Larve. In dieser Periode bildet sich eine zweite Reihe von Kiemenspalten auf der rechten Seite der Larve, während die zuerst gebildeten primären Kiemenspalten auf die linke Seite rücken. Der Mund nimmt seine definitive mediane Stellung ein, und die präoralen Cirren treten auf.

4) Die Periode des jungen Tieres. Die eigentliche Entwickelung ist jetzt im wesentlichen abgeschlossen, der junge Amphioxus unterscheidet sich in der Hauptsache nur durch seine Größenverhältnisse vom erwachsenen Tiere.

Nach diesem summarischen Ueberblicke über die Gesamtentwickelung des Amphioxus müssen wir doch noch etwas mehr ins einzelne gehen. In der Embryonalperiode, welche von HATSCHEK (A. L. III_1, 81) auf das gründlichste durchgearbeitet ist, unterscheidet dieser Forscher 5 Abschnitte:

1) die Furchung;

2) die Gastrulabildung und die Schließung des Gastrulamundes;

3) die Zeit, in welcher sich die wichtigsten Organsysteme, die Ursegmente, das Nervensystem und die Chorda bilden;

4) die Zeit der histologischen Differenzierung und

5) den Uebergang zum Larvenleben, in dem der Dottervorrat ganz aufgebraucht ist und die jungen Tierchen sich selbständig ernähren müssen.

Schon im frühen Gastrulastadium kann man beim Amphioxus die bilaterale Symmetrie, also die rechte und linke Körperseite unterscheiden, während an der Blastula nur eine Hauptachse nachzuweisen war[1]). In der Profilansicht ist das spätere Vorderende durch eine schärfer gewölbte Stelle angedeutet, die in Bezug auf den animalen Pol, der die Mitte der Wölbung einnimmt, excentrisch liegt. Es gehört somit ein größerer Teil der Wölbung der Bauchseite, ein kürzerer Abschnitt der Rückenseite an. Die Fig. 1 a läßt diese Verhältnisse bereits in recht ausgeprägter Weise erkennen, es ist hier die Abplattung des Rückenteiles bei der von der linken Seite im Profil gesehenen Gastrula schon scharf ausgesprochen. Weiterhin nimmt der Embryo eine verlängerte Form an, er erscheint nun in der Frontalansicht oval und zeigt in der Profilansicht eine ganz abgeflachte Rückenseite (vgl. Fig. 1 b), an deren Hinterende der schon bedeutend verengte Gastrulamund liegt. Weitere Veränderungen stehen mit der Bildung der Medullarplatte im Zusammenhange. Der abgeflachte Rücken der Gastrula senkt sich ein, und der Boden der so entstandenen Furche wird von den seitlichen Rändern derselben überwachsen. Dabei ist auch, nachdem die Medullarplatte so überwachsen ist, der Rücken des Embryos noch immer rinnenförmig vertieft, weil das von den Seiten herübergewachsene Ektoderm der Medullarplatte dicht anliegt. In diesem Stadium, während der Bildung der beiden

1) Nach WILSON (1893) ist schon vom 16. Zellenstadium an bei der Furchung des Amphioxus vielfach eine bilaterale Symmetrie vorhanden; schwindet aber, wenn es zur Gastrulation kommt, wieder. Nach SAMASSA (1898), der das Auftreten der bilateralen Symmetrie während der Furchung bestätigt, bleibt dieselbe, wenn sie einmal aufgetreten ist, dauernd erhalten. (Man vergleiche auch meinen Aufsatz über Gastrulation und Keimblätterbildung bei Wirbeltieren. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. 10, 1901.)

ersten Ursegmente (vgl. Fig. 1 c, d, e), zuweilen ein wenig früher, zuweilen ein wenig später, verlassen die Embryonen die Eihüllen. Während der Bildung der 3 ersten Ursegmente kann man eine kontinuierliche Streckung des Embryos beobachten; der Rücken wird allmählich wieder flach, und zugleich wird das Lumen der Medullarrinne durch die oberflächliche Epithelschicht sichtbar. Auch während der Bildung der 4. und 5. Ursegmente schreitet die Streckung des Embryos fort und zugleich tritt eine Veränderung seines Querschnittes ein, indem sich der dorsoventrale Durchmesser auf Kosten des Querdurchmessers vergrößert. Zugleich mit der so eintretenden seitlichen Komprimierung wird die flache Rückenseite des Embryos gewölbt.

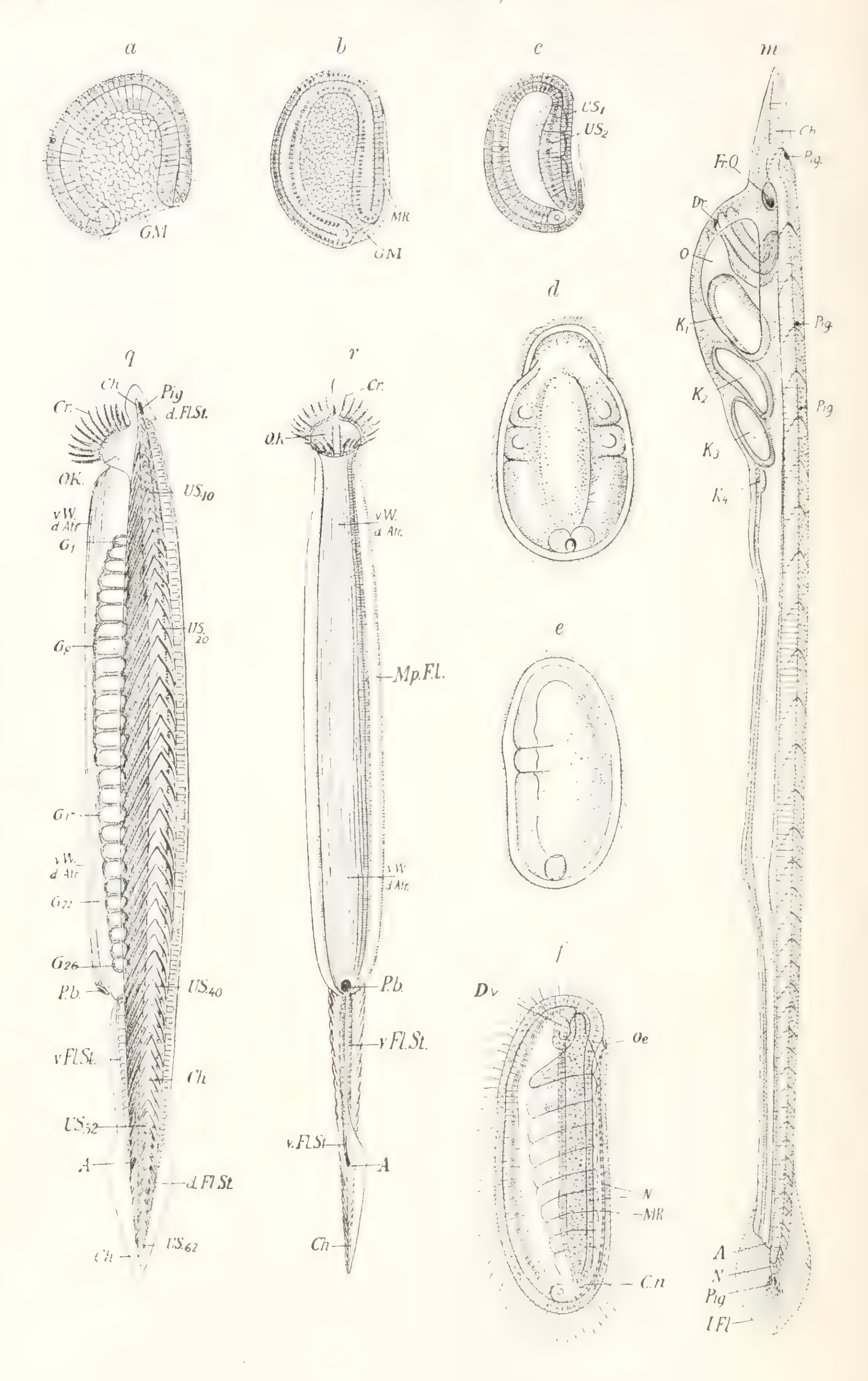
Es steht diese Umgestaltung der äußeren Körperform zum Teil gewiß in Abhängigkeit von den Veränderungen, welche sich im Gebiete der Medullaranlage abspielen. Nachdem sich das Epithel des Rückens nämlich von der Medullarplatte abgehoben hat, krümmt sich die Medullarplatte zusammen, dabei tritt eine Verschmälerung der Medullarplatte ein, welche dadurch bedingt ist, daß ihre Zellen die Form ändern, indem sie zu hohen, schmalen, keilförmigen Zellen sich umgestalten. Die Hauptrolle für die eingetretene Umgestaltung der Körperform schreibt Hatschek (A. L. III_1, 81) aber dem Entoderm zu. Er sagt: „Man wird schon bei oberflächlicher Betrachtung der Abbildungen viel eher der dicken Entodermschicht eine aktive Rolle bei den Formveränderungen zumuten, als der dünnen ektodermalen Deckschicht. Die Hauptaktion bei der Einstülpung des Rückenteiles und die mächtige Abflachung des Embryos mag vom Entoderm ausgehen.“ „Auch bei der seitlichen Komprimierung und den im Innern immer schärfer sich herausbildenden Faltungen sind gewisse Wachstums- und Bewegungsvorgänge des Entoderms die überwiegende Ursache.“

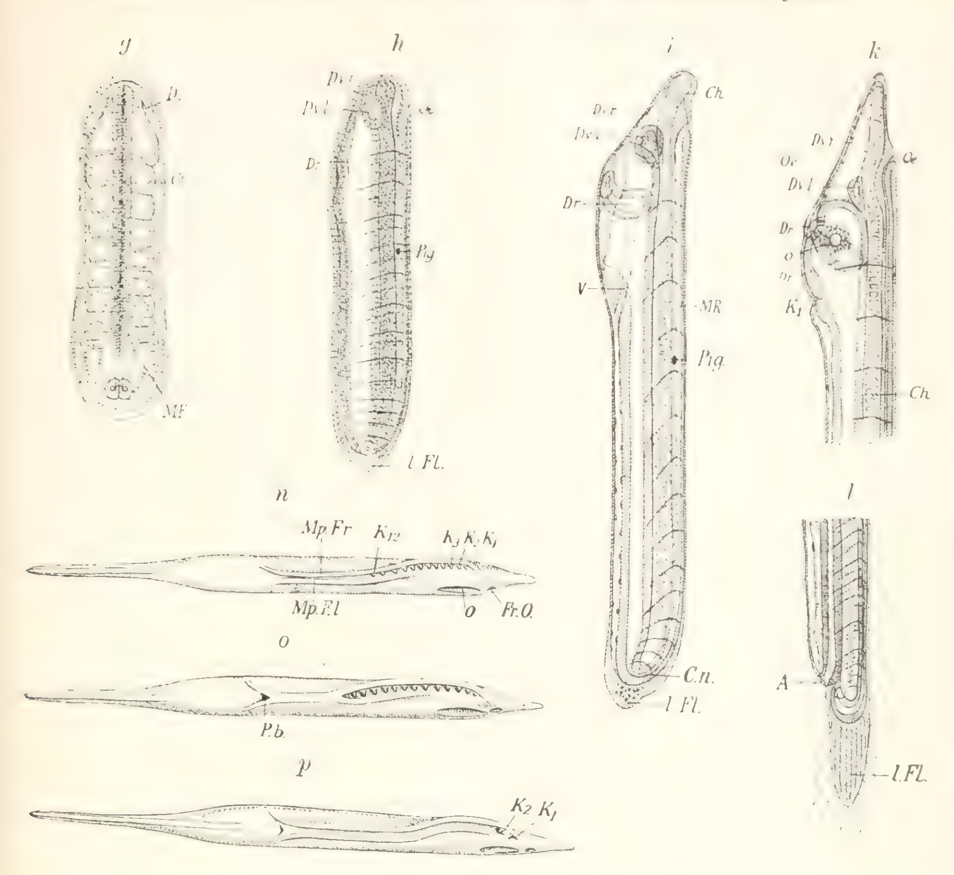
Während der weiteren Dauer des dritten Embryonalstadiums schreitet nun die Streckung und seitliche Komprimierung zwar kontinuierlich fort, aber ohne daß dabei die Embryonen eine charakteristisch ausgeprägte Körperform annähmen. Das geschieht in der vierten Embryonalperiode Hatschek's, der Periode der histologischen Differenzierung. Der Körper erhält nun durch bedeutende Streckung, fortgesetzte seitliche Komprimierung, durch Auswachsen der Ektodermzellen des Hinterendes zu einer Schwanzflosse und durch schnauzenförmige Verlängerung des vorderen Körperendes eine fischähnliche Form, die schon lebhaft an den Wirbeltiertypus erinnert (vgl. Fig. 1 h, i, k, l). Im übrigen ist für diese Entwickelungsperiode noch zu bemerken, daß schon frühzeitig bei Embryonen von einem Dutzend Ursegmenten die Medullaranlage am Vorderende des Körpers, namentlich von der Vorderhälfte des 1. Ursegmentes an eine unverkennbare Anschwellung zeigt; das ist auch in der Profilansicht solcher Embryonen zu erkennen und macht sich in der Rückenansicht durch die weit über die Chorda hinausragende Breite bemerkbar. Allmählich tritt die Verdickung des Vorderendes des Medullarrohres immer schärfer hervor. Auch sondert sich das Medullarrohr nach vorn scharf von dem dünneren Epithel der Körperoberfläche. Die gehirnartige Verdickung des Medullarrohres ist nun besonders bei Profilansicht des Embryos gut zu beobachten. Man sieht, wie durch dieselbe die Chorda eine ganz bedeutende Einbuchtung erfährt, und man kann erkennen, wie der hier etwas weitere Centralkanal nach vorne noch mit feiner Oeffnung nach außen in eine trichterförmige Einsenkung der äußeren Haut mündet. Auch in der Region des unsegmentierten Hinterendes bildet das Nerven-

rohr eine beträchtliche Anschwellung. Die Streckung des Embryos betrifft hauptsächlich die Region der Metameren, und in dieser Region wird auch das Nervenrohr dünner, das hintere verdickte Ende des Medullarrohres bildet das indifferente Material, welches beim terminalen Wachstum, bei der weiteren Vermehrung der Metameren, zur Bildung neuer Abschnitte des Medullarrohres verwendet wird. Es krümmt sich dieser terminale, der ungegliederten Region angehörende Abschnitt des Medullarrohres während dieser Entwickelungsperiode (vgl. Fig. 1 i) um das Hinterende der Chorda ventralwärts. Daß an einer ganz bestimmten Stelle im 5. Metamer, in der ventralen Wand des Medullarrohres zu einer bestimmten Zeit (vgl. Fig. 1 h *Pig.*) ein schwarzer Pigmentfleck erscheint, gehört zwar nicht eigentlich zur äußeren Körperform, fällt aber bei den durchsichtigen Embryonen bei äußerer Betrachtung sehr deutlich ins Auge. Viel später, zu Ende der embryonalen Entwickelung erst, tritt auch im Vorderende der Gehirnanschwellung ein Pigmentfleck auf. der bekanntlich als ein Augenfleck gedeutet wird.

Einige wichtige Verhältnisse, welche in der Seitenansicht der Embryonen bei genauer Betrachtung zu beobachten sind, müssen nun noch besprochen werden. Während die Ursegmentgrenzen anfangs geradlinig von der Rückenseite zur Bauchseite verlaufen, beginnen sie sich allmählich in ihrem ventralen Abschnitte sanft nach hinten zu krümmen (vgl. Fig. 1 f); dadurch wird die später charakteristische Biegung der Segmentgrenzen eingeleitet. Auch ein anderer für die Amphioxusentwickelung sehr charakteristischer Vorgang läßt sich bei sorgfältiger Beobachtung sehr frühzeitig nachweisen. Schon bei Embryonen mit 8 Ursegmenten nämlich läßt sich eine asymmetrische Verschiebung der Ursegmente erkennen. Besonders klar treten uns diese Verhältnisse bei der Betrachtung der Embryonen von der dorsalen Seite entgegen (vgl. Fig. 1 g). Die Verschiebung gelangt in der weiteren Entwickelung zu immer schärferer Ausprägung und schreitet allmählich so weit fort, daß sie die Ausdehnung eines halben Ursegmentes beträgt. Wir sehen dann die erste Ursegmentgrenze der rechten Seite nahezu zwischen die erste und zweite der linken Seite fallen — die Verschiebung des 1. Ursegmentes ist nicht ganz so bedeutend, wie die der übrigen — dann die zweite zwischen die zweite und dritte u. s. f. Am Hinterende, wo die jüngsten Ursegmente liegen, ist die Verschiebung noch nicht so bedeutend, sondern erst in der Entwickelung begriffen und wird erst zugleich mit der Differenzierung dieser Ursegmente vollendet. Die ursprünglich symmetrischen Anlagen erfahren zugleich mit der Differenzierung stets eine solche Verschiebung, daß das Alternieren der Ursegmentgrenzen hergestellt wird.

Wir kommen jetzt dazu einige Entwickelungsvorgänge zu besprechen, weil und soweit dieselben für die eigentümliche Gestaltung des vorderen Körperendes von Bedeutung sind. Da haben wir zunächst 2 vordere Entodermsäckchen zu erwähnen (vgl. Fig. 1 h, i etc.), welche sich bereits in Stadien von 9, 10 und 11 Ursegmenten asymmetrisch auszubilden beginnen. Beide Entodermsäckchen schnüren sich vom Darm vollkommen ab. Das rechtsseitige Säckchen dehnt sich bedeutend aus und die Zellen desselben werden endothelartig abgeplattet. Dieses dünnwandige Säckchen umschließt dann einen großen, dreieckigen, das vordere Körperende ventralwärts der Chorda einnehmenden Hohlraum. Durch die Ausdehnung des rechten Säckchens wird der Darm aus dem Vorderende des Körpers ganz zurückgedrängt. Das linksseitige Säckchen bleibt rundlich und dickwandig, seine Wand ist aus hohen Cylinderzellen zusammenge-


a
b
c
m
GM
MR
GM
US1
US2
Ch
Pig
Fr.Q
Dr.
O
K1
K2
K3
K4
Pig
Pig
d
q
r
Ch
Pig
Cr.
d. Fl.St.
Cr.
O.K.
OK.
US10
v.W.
d Atr.
vW.
d Atr.
G1
US. 20
G8
Mp.Fl.
e
G17
vW.
d Atr.
vW.
d Atr.
G22
G26
P.b.
US.40
P.b.
v.Fl.St.
v.Fl.St.
Ch
f
Dv
Oe
US52
v.Fl.St
A
A
d.Fl.St.
N
MR
Ch
US.62
Ch
C.n
A
N
Pig
l.Fl.



Erklärung der Figur 1 (Amphioxus).

Fig. a—l nach HATSCHEK (A. L. III$_1$, 81); m—p nach RAY LANKESTER und WILLEY (90); q und r nach RAY LANKESTER (89). Vergr. a—l etwa 140 : 1; m etwa 120 : 1; q und r etwa 2,5 : 1.

A. After. *Ch.* Chorda. *Cn.* Canalis neurentericus. *Cr.* Cirren. *Dr.* kolbenförmige Drüse. *Dv.* Entodermsäckchen. *Dv.l.* linkes Entodermsäckchen. *Dv.r.* rechtes Entodermsäckchen. *l.Fl.* larvale Schwanzflosse. *d.Fl.St.* dorsale Flossenstrahlen. *v.Fl.St.* ventrale Flossenstrahlen. *Fr.O.* Flimmerorgan (praeoral pit). G_1, G_2 u. s. w. 1., 2. u. s. w. Gonade. *GM.* Gastrulamund (Urmund). K_1, K_2 u. s. w. 1., 2. u. s. w. Kiemenspalte. *MF.* ungegliederte Mesodermfalte. *MR* Medullarrinne. *Mp.F.l.* linke Metapleuralfalte. *Mp.F.r.* rechte Metapleuralfalte. *N* Centralnervensystem. *O.* Mund. *Oe.* vorderer Neuroporus. *Ok.* Mundkuppel. *Pb* Porus branchialis. *Pig.* Pigment. US_1, US_2 u. s. w. 1., 2., 3. u. s. w. Ursegment. *V* Blutgefäß. *v.W.d.Atr.* ventrale Wand des Atrium.

setzt. Während das rechtsseitige Säckchen sich mehr nach vorn verschiebt, bleibt das linksseitige am Hinterende des Kopffortsatzes etwas weiter hinten als die Gehirnanschwellung des Medullarrohres liegen. Zu Anfang des Larvenlebens bricht dies Säckchen, das sich an der inneren Fläche mit Flimmerhaaren bedeckt, an der linken Körperseite mit einer kleinen Oeffnung nach außen durch.

Auch der sogenannten kolbenförmigen Drüse müssen wir hier gedenken. Diese Drüse entsteht durch Abfaltung vom Darmkanal aus in der Region des 1. Metamers; sie schnürt sich gegen Ende der em-

bryonalen Periode vom Darme ab und mündet an der linken Seite des Kopfes an einer Stelle nach außen, die, wenn der Mund durchbricht, zum Mundrande wird.

Wir haben jetzt die äußere Formentwickelung des Amphioxus bis gegen das Ende der Embryonalperiode verfolgt und wollen hier einige Bemerkungen über die Schicksale des Dotters einschieben, der zu dieser Zeit auch in seinen letzten Spuren geschwunden ist, so daß die Embryonen resp. die jungen Larven, jetzt glasartig durchscheinend sind. Wenn der Dotter auch für die äußere Formausgestaltung des Amphioxus nur von untergeordneter Bedeutung ist, müssen wir ihm schon aus Rücksicht auf die Vergleichung unsere Aufmerksamkeit schenken, spielt er doch bei vielen Wirbeltieren für die Gestaltung ihrer Embryonalformen eine ganz hervorragende Rolle. Man kann nun sagen, daß beim Amphioxus im allgemeinen die Zellen des hinteren Körperendes in allen Schichten reichlichere Dotterkörnchen als die Zellen im übrigen Körper enthalten. In Bezug auf die Körperschichten läßt sich hervorheben, daß die Dotterkörnchen am schnellsten im äußeren Epithel zur Auflösung kommen; sodann folgt das Mesoderm, dann die Medullarplatte und endlich das Entoderm.

Der Uebergang von der Embryonalperiode zum Larvenstadium des Amphioxus wird, wie schon hervorgehoben, charakterisiert durch das Durchbrechen einer Reihe von Oeffnungen. Es sind das der Mund, die 1. Kiemenspalte, die Oeffnung des Flimmerorganes (aus dem vorderen linksseitigen Darmsäckchen), der Ausmündung der kolbenförmigen Drüse und der Afteröffnung. Die Dauer des Uebergangsstadiums ist $1^1/_2$—2 Tage. Die Bildung des Mundes und der 1. Kiemenspalte wird dadurch eingeleitet, daß das vordere Ende des Darmes sich kolbenförmig verdickt, wodurch der Körper in dieser Region aufgetrieben erscheint. Der Mund entsteht links in einer Platte verdickten Ektoderms im Bereich des 1. Segmentes. Die 1. Kiementasche bricht im 2. Segment durch, sie ist bereits bei ihrem ersten Durchbrechen um ein geringes nach rechts verschoben und rückt, während ihrer Vergrößerung immer weiter an der rechten Seite des Körpers hinauf.

Der After bricht am hinteren Ende des Darmes durch, er ist auf die linke Körperseite verschoben und liegt dicht cranial von der das hintere Körperende umsäumenden Schwanzflosse. Während sonst das Epithel bis auf die epitheliale provisorische Schwanzflosse stark verdünnt ist, ist es am Kopfende verdickt und bildet hier eine Art Tastorgan.

Ein junges Larvenstadium des Amphioxus zeigt uns Fig. 1 m nach Lankester und Willey. Wir erkennen an ihm die immer weiter vorgeschrittene Längsstreckung, den spitzen, vorderen Teil, die aufgetriebene Kiemenregion. Der Mund ist weit offen, 3 Kiemenspalten sind durchgängig, eine 4. ist in Bildung begriffen. Man zählt 36 Segmente, die larvale epitheliale Schwanzflosse ist auf der Höhe ihrer Entwickelung.

Es beginnen nun im weiteren Verlauf der Entwickelung die Metapleuralfalten von der rechten und linken Seite des Tieres herabzuwachsen und die Kiemenregion zu überdecken. Indem sich diese Metapleuralfalten vermittelst der sogenannten Subatrialleisten verbinden, wird der Peribranchialraum (das Atrium) gebildet. Der Verschluß des Peribranchialraumes findet, wie die Fig. 1 n, o, p nach Lankester und Willey zeigen, in caudo-cranialer Richtung statt; caudal bleibt der Peribranchialraum durch den Porus branchialis (Atrioporus) mit der Außenwelt in Verbindung. So wird die weitere Umgestaltung der Kiemenregion ver-

deckt und ist an anderer Stelle genauer zu verfolgen. Die weitere Ausgestaltung der Larve bietet, abgesehen von dem schon hervorgehobenen Uebergange des asymmetrischen in einen symmetrischen Aufbau, wenig Bemerkenswertes. Die definitive Zahl der Myotome 60—62 wird schon früh erreicht, die epitheliale Schwanzflosse wird durch die definitive ersetzt. Am Munde erscheinen die Cirren und der eigentümliche Vorbau, der uns beim erwachsenen Tier auffällt, und den ich Mundkuppel nennen will (oral hood, LANKESTER).

Wenn wir Fig. 1 m — p mit der Abbildung eines erwachsenen Tieres (Fig. 1 q, r) vergleichen, wird es nicht schwer werden, die Verhältnisse aufeinander zu beziehen.

2. Die Cyclostomen.

In der Klasse der Cyclostomen war die Entwickelung der Petromyzonten schon seit längerer Zeit bekannt, aber erst vor Kurzem gelang es, die ganz abweichende Entwickelung eines Myxinoiden und zwar die von Bdellostoma Stouti (PRICE, A. L. III_2 96, 96*, DEAN, A. L. III_2 1897, 99, 99*, DOFLEIN, A. L. III_2, 1899) kennen zu lernen. Wir beginnen mit den Petromyzonten.

A. Petromyzonten. Aus den kleinen, aber für ihre geringe Größe sehr dotterreichen, kugeligen Eiern der Petromyzonten gehen wurmförmige Larven, die Querder, hervor, aus denen schließlich durch eine Metamorphose die geschlechtsreifen Tiere entstehen. Die äußere Form der Embryonen ist wohl zum Teil wegen des Dotterreichtumes in allen Geweben sehr plump und bietet wenig Detail. GOETTE (A. L. III_2 1888, 1890), welcher die Entwickelungsgeschichte des Flußneunauges (Petromyzon fluviatilis) studiert hat, unterscheidet 7 Perioden in der Embryonalentwickelung; welche er nicht durch Oberflächenbilder, sondern, wohl der ausdruckslosen Oberfläche wegen, durch Abbildungen von Medianschnitten erläutert. Ich gebe hier die wichtigsten Medianschnitte nach GOETTE und eine Anzahl von Abbildungen der ganzen Embryonen von Petromyzon Planeri nach KUPFFER (A. L. III_2 1888, 1890). Die Entwickelung von Petromyzon marinus, fluviatilis und Planeri weicht, wie ich mich durch eigene Untersuchung überzeugen konnte, in der Ausbildung der äußeren Körperform nicht wesentlich voneinander ab. — GOETTE charakterisiert seine Stadien folgendermaßen:

„1. Periode. Sie umfaßt die Entwickelungszustände der Blastula und Gastrula bis zum Schwunde der Keimhöhle.“ Der Medianschnitt Fig. 2 a charakterisiert ihr Ende.

„2. Periode. In dem kugeligen Embryo durchzieht die Urdarmhöhle konzentrisch zu seiner dorsalen Oberfläche das Entoderm in einem Halbkreise. Es beginnt die Sonderung der Mesodermplatten und die Anlage des Centralnervensystems.“ Fig. 2 b.

„3. Periode. Der Embryo streckt sich in der Regel und wird birnförmig mit spitzem Hinterende. Erweiterung des Vorderdarmes mit taschenförmiger Anlage der Leber; Verdickung der Medullarleiste.“ (Fig. 2 c.)

„4. Periode. Die Rückenwand umwächst die Entodermmasse in mehr als einem Halbkreise und tritt in der Medianebene leistenförmig

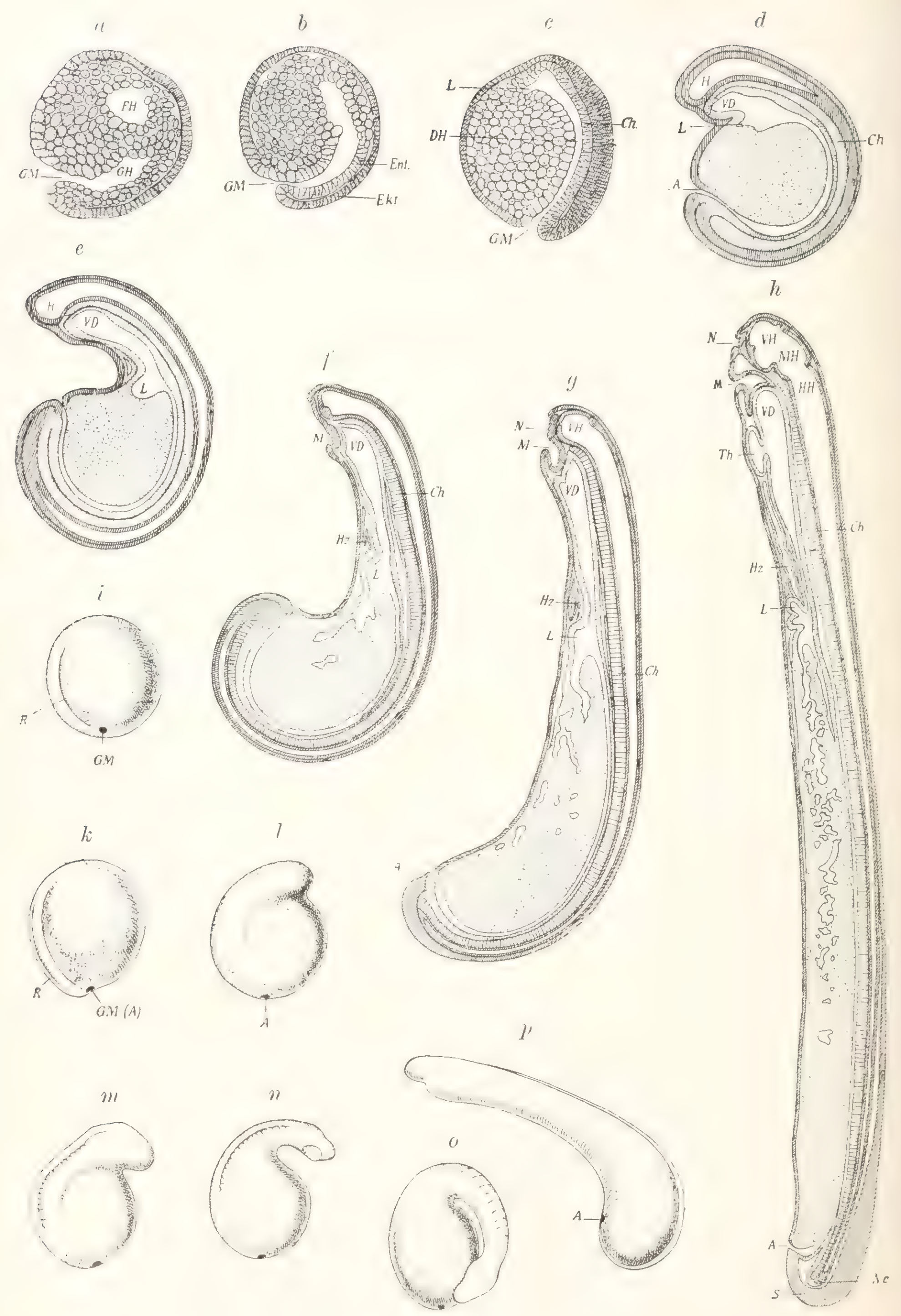


Fig. 2. Petromyzon fluviatilis und Planeri.

Erklärung der Figur 2. Petromyzon fluviatilis und Planeri.

Fig. a—h Petromyzon fluviatilis (nach GOETTE, A. L. III_2, 1890). — Fig. i—p Petromyzon Planeri (nach KUPFFER, A. L. III_2, 1890). Vergr. der Fig. i—p 17,5 : 1. Fig. a—h bei gleicher, aber unbekannter Vergr.

A After. *Ch.* Chorda dorsalis. *DH* Urdarmhöhle. *Ekt.* Ektoblast. *Ent.* Entoblast. *FH* Furchungshöhle. *GH* Gastrulahöhle. *GM* Gastrulamund (Urmund). *Hz* Herz. *HH* Hinterhirn. *L* Leberanlage. *M* Mund. *MH* Mittelhirn. *N* Anlage der Geruchsgruben und des Nasensackes. *Nc* Canalis neurentericus. *S* Schwanzflosse. *Th* Thyreoideaanlage. *VD* Vorderdarm. *VH* Vorderhirn.

hervor, am stärksten am Kopfende. Die Medullarleiste beginnt sich vom übrigen Ektoderm abzuschnüren: Ablösung der Chorda und Quergliederung des Mesoderms.“

„5. Periode. Der Kopf wächst abwärts stärker hervor, mit ihm verlängert sich der Vorderdarm. Das Hirn-Rückenmark wird hohl, es erscheinen die Anlagen der Hirn- und Spinalnerven, der Ohren und Augen. Es sondern sich die Seitenplatten und die ersten Kiementaschen.“ (Fig. 2 d.)

„6. Periode. Der bis zur Leberanlage reichende cylindrische Vorderkörper krümmt sich hakenförmig vor dem noch kugeligen Hinterleib. Neben der Fortentwickelung der schon genannten Teile beginnt die Herzbildung.“ (Fig. 2 e.)

„7. Periode. Nachdem sich der Vorderkörper gerade gestreckt, zieht sich auch der Hinterleib allmählich cylindrisch aus und läßt den Schwanz hervortreten. Die Entwickelung des Maules und des Darmes, der Kreislauforgane und des Blutes, der Kiemen und der Nieren charakterisiert diese letzte Periode, welche trotz ihrer verhältnismäßig großen Ausdehnung nicht wohl in kleinere Abschnitte zerlegt werden kann.“ (Fig. 2 f—h.)

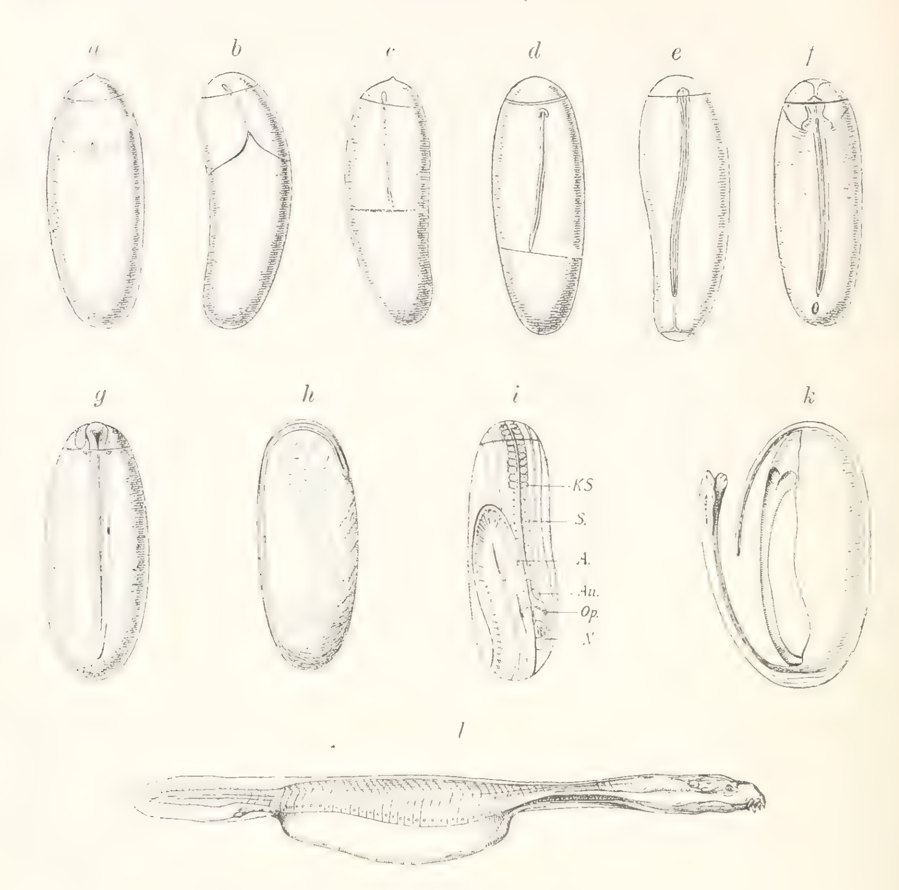
Eigentümlich ist für die Formausgestaltung der Petromyzonten, daß sich der Schwanz so spät und dann auch noch sehr wenig vom Dotter abhebt. In der Art, wie der Dotter verbraucht wird, haben wir eine große Aehnlichkeit mit den bei Amphioxus geschilderten Verhältnissen hervorzuheben.

Die Metamorphose des Querders zum geschlechtsreifen Tier bedingt vor allem Aenderungen im Mundgebiet, es tritt der Saugmund mit Zähnen und Zunge auf. Die Augen treten hervor. Die inneren Kiemengänge vereinigen sich zu einem gemeinsamen Gange u. s. w. Diese Vorgänge müssen bei der Entwickelung der Organsysteme eingehend geschildert werden.

B. Myxinoïden. Von den Myxinoïden ist, und zwar erst seit wenigen Jahren, die Entwickelung von Bdellostoma Stouti bekannt. Ueber die äußere Körperentwickelung dieses Tieres liegt aber jetzt die große Arbeit von BASHFORD DEAN (A. L. III_2 1899*) vor, der ich hier folge und der die beigegebenen Abbildungen entnommen sind.

Die Eier von Bdellostoma haben eine eigentümliche, langgezogene Gestalt, sie sind außerordentlich dotterreich, der Keim liegt an dem einen Pol unter einer in der Eihaut befindlichen Mikropyle. Ich erwähne hier, daß die Schalenhaut des Eies ein Operculum hat, weil die Grenze dieses Operculums uns immer auf den Abbildungen entgegentritt. Entsprechend dem ganzen Typus des Eies ist die Furchung eine meroblastische, und der Dotter wird von dem Blastoderm umwachsen.

Die erste hier wiedergegebene Figur (3, a) zeigt das Blastoderm mit der uns zugekehrten Seite schon weit über die untere Grenze des



Erklärung der Figur 3. Bdellostoma Stouti (a).

Fig. a—h und k nach Dean, A. L. III_2, 1899). — Fig. i nach Dean (A. L. III_2, 1897. Vergr. 1,5 : 1.

A. After. *Au.* Ohr. *KS* Kiemensäckchen. *N.* Nasensäckchen. *Op.* Auge. *S.* Schleimtaschen.

Operculums heruntergewachsen, mit der abgewendeten Seite hat es diese Grenze eben erreicht. Auf der Höhe der Eikuppe finden wir noch einen kleinen kegeligen Fortsatz, der Stelle der Mikropyle entsprechend. Der uns zugekehrte Rand der Keimscheibe zeigt die Eigentümlichkeiten einer Gastrulalippe, und an seiner am weitesten nach abwärts reichenden Stelle erkennen wir die allererste Anlage des Embryos. Ein weiteres sehr eigentümliches Stadium sehen wir in Fig. 3, b dargestellt. Die Embryonalanlage ist bedeutend in die Länge gewachsen, es macht den Eindruck, als wenn sie sich am hinteren Ende teile und dort nach beiden Seiten in den Rand des Blastoderms übergeht. Der Rand des Blastoderms ist an dieser Stelle sehr stark eingekerbt. Diese eigentümliche Form der Embryonalbildung scheint aber nach den Angaben Dean's (A. L. III_2 1899*) nur ausnahmsweise vorzukommen. Ich bilde sie hier ab, wegen der Aehnlichkeit, welche sie mit entsprechenden Stadien von Selachiern und Teleostiern zeigt; ob sie etwa zur Stütze der Konkrescenztheorie herangezogen werden kann, müssen erst weitere Beobachtungen

und genauere Untersuchungen zeigen. Ein etwas weiter entwickeltes Ei (Fig. 3, c) zeigt jedenfalls nichts mehr von den eben hervorgehobenen Eigentümlichkeiten. Der Embryo ist wiederum bedeutend in die Länge gewachsen, erreicht aber mit seinem caudalen Ende den Rand des Keimes nicht ganz, von einer Kerbe an dieser Stelle des Keimes ist nichts zu erkennen. Freilich muß hierbei betont werden, daß Dean eine äußerste, schmale Zone des Keimes als Syncytialzone auffaßt, sie ist auch in der Figur infolge ihrer Durchsichtigkeit zu erkennen, und daß er den eigentlichen Rand des Blastoderms ein wenig weiter nach oben verlegt, wo die durchsichtige Zone sich gegen den anderen Keim absetzt. Dieser Blastodermrand nach Dean zeigt bei genauer Untersuchung am hinteren Ende des Embryos, der bis an ihn heranreicht, eine leichte Einbuchtung. Der ganze Embryo ist übrigens in diesem Stadium viel weiter entwickelt, als man bei seiner ersten Untersuchung vermutet. Schon bei dem Embryo 3, b lassen sich bei entsprechender Vergrößerung eine Gehirnanlage, Medullarfalten und Ohrgrübchen erkennen. Bei dem Embryo des in Fig. 3, c dargestellten Eies, den ich in Fig. 4, a nach Färbung mit Alaunkarmin in durchfallendem Lichte wiedergebe, haben sich Gehirn- und Rückenmarksanlage weiter entwickelt, ebenso die Ohrgrübchen. Die Anlage des Herzens ist zu erkennen, und es sind, diese Entwickelung muß außerordentlich schnell vor sich gegangen sein, etwa 54 Somitenpaare aufgetreten, die bis gegen das hintere Ende des Embryos zu verfolgen sind, es aber nicht völlig erreichen. Nach hinten läuft die Embryonalanlage in zwei ganz leichte Höcker aus, welche wir wohl als Schwanzlappen aufzufassen haben und die nach rechts und links in den Blastodermrand (Dean's) übergehen. Von dem Grunde der Medullaranlage zwischen diesen beiden Schwanzknospen führt bereits eine rings umschlossene Oeffnung (Canalis neurentericus) zu der entodermalen Seite des Keimes.

Sehr viel weiter entwickelt ist wieder das in Fig. 3, e dargestellte Ei. Der Dotter ist bis auf eine kleine Stelle am Gegenpol umwachsen. Der Umwachsungsrand des Blastoderms steht durch eine Nahtbildung mit dem caudalen Ende des Embryos in Verbindung und ist dort, wo diese Naht ihn erreicht, ein wenig eingekerbt. Im Embryo selbst hat die Ausgestaltung auch bedeutende Fortschritte gemacht. Augenanlagen und Anlagen der Kiementaschen sind zu verzeichnen, doch sind dieselben erst bei genauerer Untersuchung mit stärkeren Vergrößerungen zu erkennen. Schon äußerlich treten die Kiemenspalten deutlich hervor bei Fig. 3, f. Sie liegen hier in 2 caudalwärts divergierenden Reihen auf dem Dotter ausgebreitet. In jeder Reihe kann man 11—12 Kiemenspalten zählen. Der Dotter ist bis auf eine ganz kleine Stelle umwachsen; auf dem Dotterstock lassen sich Blutgefäße erkennen. Ganz umwachsen ist der Dotter bereits in Fig. 3, g, das Kopfende des Embryos ist deutlich vom Dotter abgehoben, und auch das Schwanzende beginnt sich abzuheben. Es sind 12—13 Kiemenspalten vorhanden. Die Entwickelung der Organe des Kopfes hat bedeutende Fortschritte gemacht. In unmittelbar anschließenden Stadien beginnt auch die weitere Ausgestaltung des Mundes und die Bildung der Barteln. Der Embryo ist nun beinahe ebensolang als das Ei. Nicht immer liegt er übrigens so regelmäßig zur Eiachse wie in den dargestellten Fällen, besonders in jüngeren Stadien kann er bedeutend gekrümmt sein. In Fig. 3, h erkennen wir in Profilansicht, wie das Kopfende des Embryos um den oberen Pol des Eies herumgewachsen ist und in einer Vertiefung des Dotters liegt, in Fig.

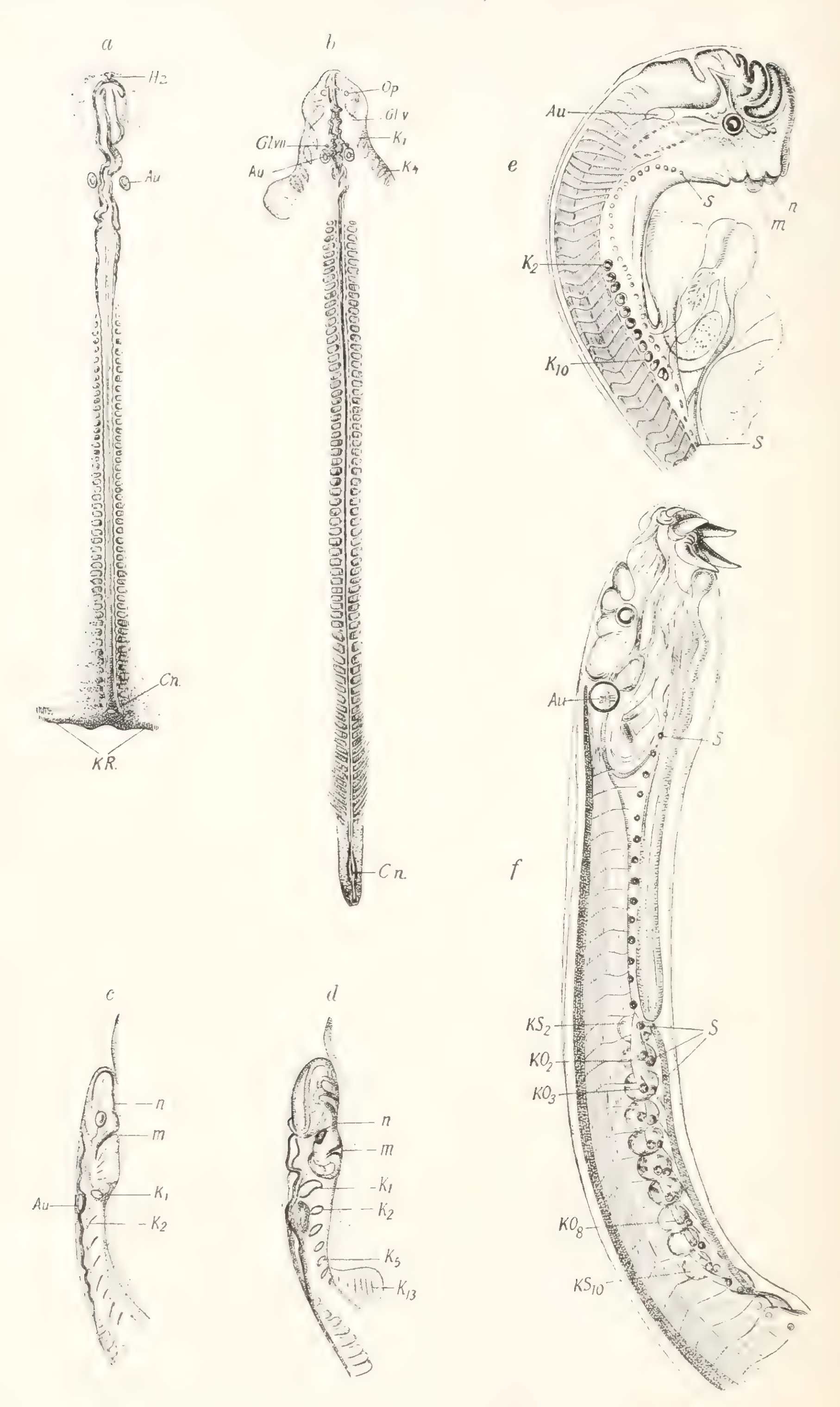


Fig. 4. Bdellostoma Stouti (b).

Erklärung zu Fig. 4. Bdellostoma Stouti (b).

Alle Figuren nach DEAN (A. L. III_4, 1899). Fig. a ist der Embryo 3, c. Die Figuren sind nach in Alaunkarmin gefärbten und dann durchsichtig gemachten Objekten gezeichnet.

Fig. a. Embryo von etwa 54 Somiten. — Fig. b. Embryo von 73 Somiten und 5 Kiemenspalten. — Fig. c. Stadium mit 8 Kiemenspalten. — Fig. d. Stadium mit 13 Kiemenspalten. — Fig. e. Spätes Embryonalstadium. — Fig. f. Junges Bdellostoma.

Au Ohrbläschen. *Cn* Canalis neurentericus. *Gl.V, Gl.VII* Ganglion V und Ganglion VII. *Hz* Herz. K_1, K_2 u. s. w. 1., 2. u. s. w. Kiemenspalte. KO_1, KO_2 u. s. w. 1., 2. u. s. w. äußere Kiemenöffnung. *KR* Keimrand. KS_1, KS_2 u. s. w. 1., 2. u. s. w. Kiemensäckchen. *m* Mund. *n* Gegend der Nasenöffnung. *Op.* Augenanlage. *S* Schleimsäckchen.

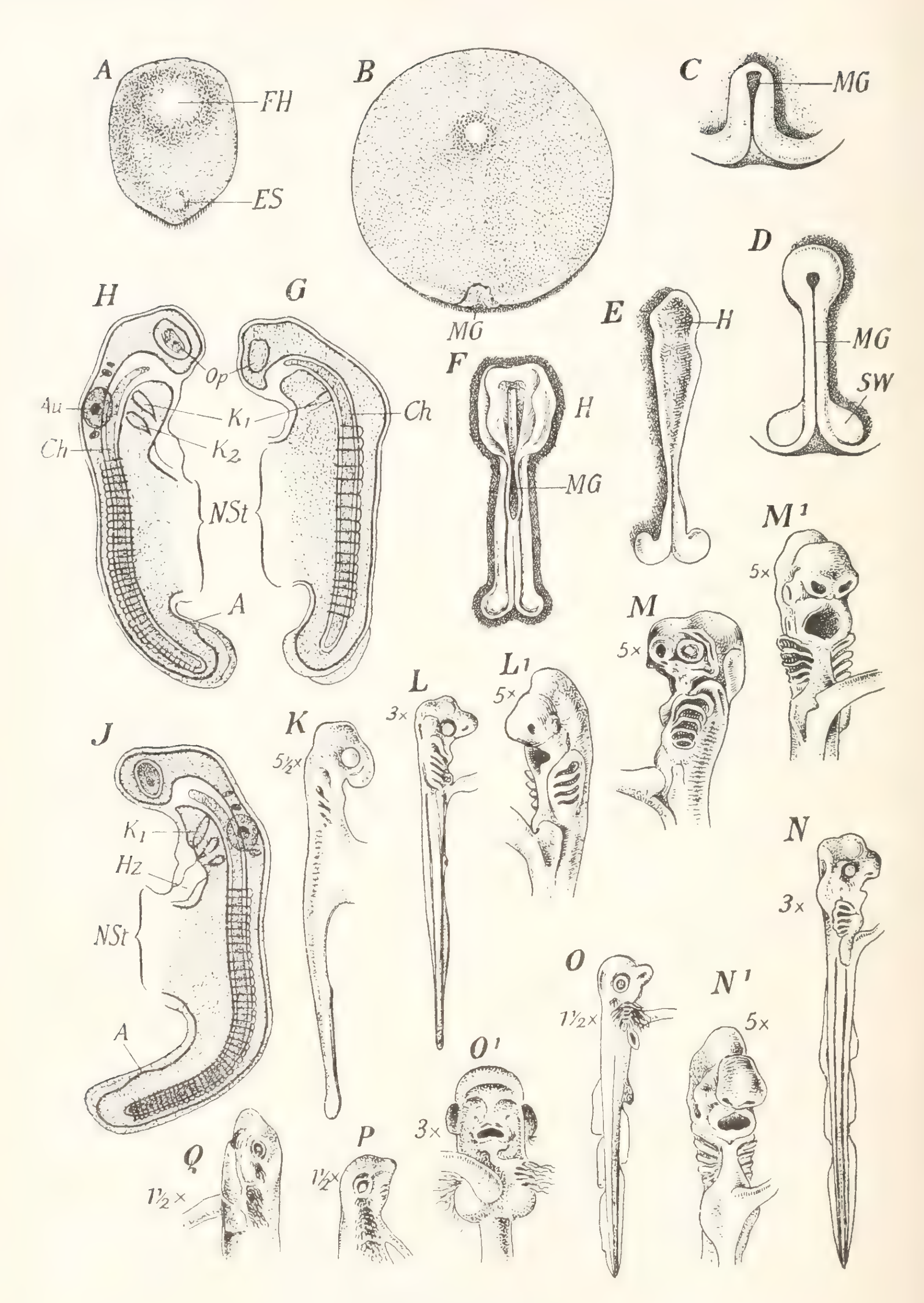
3, i erkennen wir, wie nicht nur das ganze Ei vom Embryo umwachsen ist, sondern wie sich der Schwanz über den Kopf hinübergeschoben hat, Kopf und Schwanz liegen in Gruben des Dottersackes. Das Schwanzende ist schon lappig verbreitert und seine Flosse ist aufgetreten, so daß sich das platte Schwanzende mit seiner breiten Flosse jetzt über das Kopfende herüberlegt. Ein noch älterer Embryo ist in Fig. 3, k dargestellt, doch sind Kopf- und Schwanzende aus den Gruben des Dottersackes, in welchen sie liegen, hervorgezogen. Sehr eigentümlich erscheint in diesem Bilde der Kopfteil, in dem sein ventraler Abschnitt mit den Mund und den Bartelanlagen sich von dem dorsalen, dem Gehirnteil des Kopfes, ganz absetzt. In dieser Enwickelungsperiode nun beginnt die Resorption des Dotters. Fig. 3, l zeigt eine Larve um die Zeit des Ausschlüpfens, der Dotter ist schon beträchtlich geschwunden und verschwindet wenige Tage nach dem Ausschlüpfen gänzlich. Zur Ergänzung der eben gegebenen Schilderung gebe ich noch einige Profilansichten des Kopfendes, bei stärkerer Vergrößerung, die Präparate waren nach der Färbung mit Alaunkarmin durchsichtig gemacht.

3. Die Selachier.

BALFOUR's berühmte Monographie über die Entwickelung der Selachier (A. L. III_3, 1878) ist für die gesamte Entwickelung der Selachier grundlegend geworden, und im besonderen pflegt man ihr auch heute noch zu folgen, wenn man die verschiedenen Stadien nach ihrer äußeren Entwickelung kurz bezeichnen will.

So gebe ich denn auch hier als Zusammenstellung 5 die BALFOUR'schen Stadien, trotzdem BALFOUR's Abbildungen nicht schön sind und keine wirkliche Reihe bilden, weil BALFOUR seinen Stadien Embryonen verschiedener Species zu Grunde legt. Die Figuren A, B, C, D, E, F, H, I, K stellen Embryonen von Pristiurus dar, G den Embryo eines Torpedo, die übrigen Abbildungen Embryonen von Scyllium canicula. Ferner sind nicht überall die Vergrößerungen angegeben und verschiedene nicht leicht aufeinander beziehbare Vergrößerungen gewählt. Dazu ist Fig. A nach einem konservierten Keim gezeichnet; B, C, D, E, F, G, H, J sind nach lebenden Embryonen, und zwar G, H, J bei durchfallendem Lichte, die übrigen Figuren nach in Chromsäure gehärteten Embryonen entworfen.

Jeder der dargestellten Embryonen ist bei BALFOUR der Repräsentant eines Stadiums, und diese Stadien will ich nun im engen Anschlusse an BALFOUR charakterisieren.



Erklärung zu Figur 5.

Die Stadien der Selachierentwickelung nach Balfour, A. L. III₂, 1878.

Fig. A, B, C, D, E, F, H, J, K Embryonen von Pristiurus. — Fig. G ein Embryo von Torpedo. — L—Q Embryonen von Scyllium canicula.

A After. *Au* Ohrbläschen. *Ch* Chorda dorsalis. *ES* Embryonalanschwellung.

FH Anschwellung, unter der der Furchungshöhlenrest liegt. *H* Hirn. *Hz* Herz. K_1, K_2 u. s. w. 1., 2. Kiemenspalte u. s. w. *MG* Medullargrube. *NSt* Stiel des Dottersackes. *Op* Augenblase. *SW* Schwanzanschwellung (Randbeuge, HIS; Schwanzlappen, ZIEGLER).

Das Stadium A (Fig. 5, A) zeigt am unteren Rande des Blastoderms, dessen Form wohl — die Figur ist nach einem gehärteten Objekte gezeichnet — nicht ganz der Natur entspricht, die erste Anlage des Embryos als eine kleine Anschwellung. Die größere Anschwellung oben ist die Blastocoelblase, sie entspricht dem Reste der sogenannten Furchungshöhle.

Im Stadium B hebt sich die Embryonalanlage bereits deutlich vom Blastoderm ab, so daß BALFOUR hier schon von der Kopffalte und den Seitenfalten spricht. Das hintere Ende der Embryonalanlage geht in den Rand des Blastoderms über. Auf der Embryonalanlage ist die Medullarrinne zu erkennen, welche in der Mitte am tiefsten ist und nach vorne und hinten flacher wird. Die Blastocölblase ist kleiner geworden, wir finden sie links von der Mitte des Blastoderms.

Im Stadium C ist durch die weitere Ausbildung der Kopf- und der Seitenfalten die Abhebung des Embryos vom Blastoderm ausgesprochener. Das vordere Ende der Medullarfurche ist ausgeweitet und deutet auf die Gehirnanlage hin.

Im Stadium D ist zwar der Embryo sehr viel länger geworden, doch ragt darum sein caudales Ende nicht über den Rand des Blastoderms hinaus. Das Längenwachstum scheint dadurch zustande gekommen zu sein, daß das Kopfende des Embryos gegen die Mitte des Blastoderms vorgerückt ist. Die spätere Kopfregion ist jetzt durch eine Verbreiterung am vorderen Ende der Embryonalanlage angedeutet. Auch gegen das Hinterende verbreitert sich der Embryo, dort entstehen an jeder Seite der Medianlinie je ein Wulst. Diese Wülste sind die Schwanzanschwellungen (Schwanzlappen). Zwischen der Kopfanschwellung und den Schwanzanschwellungen liegt die Rumpfanlage des Embryos, sie ist gegen das Blastoderm besser abgesetzt als in dem vorigen Stadium. Im Rumpfgebiete des Embryos ist die Medullarrinne etwa gleichmäßig, gegen die Kopfregion flacht sie sich ab und verschwindet dann gänzlich.

Die Stadien E und F betrachtet BALFOUR zusammen. Trotz der äußerlich hervortretenden Verschiedenheit stehen sie einander nahe. E erscheint vielleicht darin nicht ganz normal, daß sich die Kopfregion nicht so bestimmt gegen den Rumpf absetzt wie gewöhnlich. Der Kopf ist länger wie im vorigen Stadium, die Schwanzanschwellungen bleiben deutlich. Die Abhebung des Embryos vom Blastoderm hat schnelle Fortschritte gemacht und Kopf- und Schwanzende sind jetzt vom Blastoderm abgehoben. Mit dem Abheben des Schwanzendes beginnt sich nun das hintere Ende des Embryos vom Rande des Blastoderms zu emanzipieren. Die Schwanzanschwellungen überragen zunächst den Rand des Blastoderms nach hinten, später legen sie sich aneinander, und es stellt sich so hinter dem Stiele des Dottersackes eine Verbindung der seitlichen Ränder des Blastoderms her, welche so lange durch die Embryonalanlage getrennt waren. Nach der Vereinigung, deren Stelle noch lange durch eine Kerbe kenntlich ist, hängt die Embryonalanlage nicht mehr mit dem Rande des Blastoderms zusammen. Später schließt sich durch weiteres und weiteres Vorwachsen des Blastodermrandes der Dottersack über dem Dotter.

Bei beiden Embryonen hat sich die Medullarrinne am hinteren Ende geschlossen; bei F dehnt sich dieser Verschluß weiter cranialwärts aus

und das Medullarrohr schickt sich außerdem noch an, sich in der Nackenregion zu schließen. Es kommt hier, an der Stelle, wo beim Hühnchen sich die Medullarfalten zuerst zu schließen pflegen, zu einem zweiten Verschluß, bevor die hintere Naht bis zu dieser Stelle vorgerückt ist. Im Kopfbereiche findet sich keine Medullarfurche.

Von dem Stadium G an ist das Wachstum des Embryos, das bis dahin sehr gering war, wesentlich beschleunigt. Die Dotterkügelchen verschwinden in der Embryonalanlage, und der Embryo wird durchsichtiger. Die Schwanzanschwellungen sind noch deutlich. Die Abfaltung des Embryos vom Blastoderm hat so große Fortschritte gemacht, daß man schon fast von einem Nabelstrang sprechen kann, durch den der Embryo mit dem Dottersacke in Verbindung steht. Die Medullaranlage ist vollkommen geschlossen, leichte Einschnürungen lassen das Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen abgrenzen, am Vorderhirn sind die primären Augenbläschen kenntlich, die Scheitelbeuge beginnt aufzutreten. Der Embryo hat 17 Somitenpaare. Der Darm ist cranial und caudal geschlossen und öffnet sich nach unten weit gegen den Dottersack; an seinem vorderen Ende sind die Anlagen der ersten Kiementaschen vorhanden.

Im Stadium H ist der Embryo bedeutend gewachsen, der Nabelstrang ist länger und dünner geworden. Vorder-, Mittel- und Hinterhirn sind deutlicher gegen einander abgesetzt. Am Vorderhirn kann man die sekundären Augenblasen erkennen, in welche sich die Linsenanlagen eingestülpt haben. Das Ohrgrübchen ist entstanden; 38 Somitenpaare haben sich abgegliedert, doch bergen die Schwanzanschwellungen noch einen gewissen Vorrat von unsegmentiertem Mesoblast. Die erste Anlage des Herzens ist kenntlich. Die Länge der Vorder- und Hinterdarmbucht hat zugenommen; die Mundbucht ist als seichte Vertiefung angelegt, und auch die Stelle des Anus ist an einer kleinen Vorwölbung im Gebiete der Hinterdarmbucht (A) kenntlich; unter dieser Stelle liegt der Schwanzdarm (postanale Darm), der mittels des Canalis neurentericus jetzt mit dem Medullarrohre in Verbindung steht und an seinem Ende zu einem Bläschen anschwillt. Die beiden Schlundtaschenpaare, welche angelegt sind, sind noch verschlossen. (Das Größenwachstum ist, wie schon hervorgehoben, in diesen Figuren nicht zum Ausdruck gekommen.)

Im Stadium J ist wieder ein bedeutendes, in der Abbildung nicht zum Ausdruck gebrachtes Größenwachstum zu verzeichnen. Der Dotterstiel ist länger und dünner geworden, besonders der Schwanz ist verhältnismäßig stark gewachsen. Während dieses Stadiums lassen sich an den Embryonen die ersten spontanen Bewegungen erkennen. Dieselben bestehen in schnellen Bewegungen nach rechts und links, wodurch eine schlangenartige Bewegung des Körpers hervorgerufen wird. Die Scheitelbeuge, welche im Stadium G begonnen hatte, tritt jetzt sehr stark hervor, so daß das Mittelhirn sich schon anschickt, das vordere Ende des Embryos zu bilden. Das Vorderhirn hat an Größe und Ausbildung zugenommen. Die Linseneinstülpung hat bedeutende Fortschritte gemacht. Die Zahl der Somiten hat zugenommen, doch ist an dem Schwanzende noch unsegmentierter Mesoblast vorhanden und bedingt Schwanzanschwellungen. Das Herz ist viel deutlicher geworden und beginnt sich zu krümmen, es schlägt kräftig. Die Stelle des Anus ist noch deutlicher wie im vorigen Stadium. Von den drei Kiementaschen, welche angelegt sind, ist noch keine durchgebrochen.

Im Stadium K gestattet der lange und dünne Nabelstrang dem Embryo ausgiebige Bewegungen. Der Schwanz ist außerordentlich gewachsen, aber an seinem Hinterende noch verbreitert. Diese Anschwellung an dem Hinterende des Schwanzes wird durch den bläschenförmig angeschwollenen Teil des Schwanzdarmes hervorgerufen, welcher bereits im Stadium H sich geltend machte. Dieses Bläschen steht jetzt nicht mehr mit dem Darm in Verbindung, da der übrige Schwanzdarm sein Lumen verloren hat. Derselbe atrophiert dann bald gänzlich. Die paarigen Flossen sind als langgezogene Epiblastleisten angelegt, die vordere ist gerade vor dem Nabelstrang gelegen, die hintere, stärker hervortretende ein wenig caudal von demselben. Die Scheitelbeuge hat stark zugenommen und der Winkel, welchen die Achse durch den vorderen Teil des Kopfes mit der Achse des übrigen Körpers bildet, ist geringer als ein rechter. Das deutlich hervortretende Mittelhirn bildet das vordere Körperende. Hinter dem Mittelhirn erkennt man die dünne, durchscheinende Decke des vierten Ventrikels. Das Hörbläschen ist nahezu geschlossen. Die Linse ist gebildet. Die deutliche Mundbucht wird fast ganz von dem Mandibularbogen begrenzt, auch ein zweiter, dritter, vierter und fünfter Kiemenbogen sind deutlich geworden. Vier Kiemenspalten sind offen, eine fünfte noch geschlossen.

Für das Stadium L ist wiederum das Längenwachstum des Schwanzes hervorzuheben, seine Endanschwellung ist aber zugleich mit der bläschenförmigen Erweiterung des Schwanzdarmes vollkommen geschwunden. Die dorsale und ventrale Flosse sind deutlich sichtbar und ihrer ganzen Länge nach einheitlich. Die Seitenflossen haben an Größe zugenommen.

Große Veränderungen haben sich am Kopfe abgespielt und eine Verminderung der Scheitelbeuge hervorgerufen. Diese Verminderung erscheint freilich größer, als sie wirklich ist, und ist hauptsächlich durch das starke Wachstum des Hemisphärenhirns bedingt. Die drei Hauptteile des Gehirnes sind äußerlich noch deutlich zu erkennen, vor der durchsichtigen Wand des vierten Ventrikels erkennt man die Anlage des Kleinhirns. Das Mittelhirn mit seinen Lobi optici bildet noch das vordere Ende des Embryos.

Die Nasensäckchen sind als weit offene Grübchen angelegt. Fünf Kiemenspalten sind offen und die äußeren Kiemen sind aufgetreten. Die erste Kiemenspalte beginnt sich in das Spritzloch umzubilden. Mit der Umbildung der ersten Kiemenspalte geht die Umwachsung des Mundes durch den Mandibularbogen Hand in Hand, und die Mundöffnung wird dadurch von vorne nach hinten verengert.

Im Stadium M hat infolge des Wachstums des Vorderhirnes das Vortreten der Scheitelbeuge noch weiter abgenommen. Die Kiemenspalten sind alle entwickelt, aus der ersten ist das Spritzloch entstanden. Die weitere Umgestaltung des Mandibularbogens verengert den Mund in craniocaudaler Richtung noch mehr, und es bildet die Weite des Mundes für dieses und einige weitere Stadien ein gutes Alterskriterium.

Im Stadium N haben die paarigen Flossen im allgemeinen die Formen angenommen, welche sie beim erwachsenen Tiere besitzen; ebenso die dorsalen und ventralen Flossen. Beim Kopfe ist das andauernde Wachstum des vorderen Teiles hervorzuheben. Der Mund ist noch viel enger geworden, so daß er jetzt einen Schlitz bildet; er, wie viele andere Organe, beginnen sich in dieser Entwickelungsperiode der definitiven

Form zu nähern. Der Mandibularbogen ist in Ober- und Unterkiefer umgestaltet.

Im Stadium O nähert sich der Embryo sehr schnell der definitiven Form. Die Flossen sind ganz charakteristisch ausgestaltet. Die Mundöffnung ist spaltförmig. Die Nasenöffnung beginnt sich umzugestalten. Aus allen Kiemenspalten, auch aus dem Spritzloche, ragen äußere Kiemen hervor.

Das Stadium P ist durch das starke Wachstum des Schnauzenendes des Kopfes ausgezeichnet. Die verschiedenen Abschnitte des Gehirnes sind von außen nicht mehr deutlich zu erkennen und der Embryo gleicht mit Ausnahme des Kopfes und der äußeren Kiemen durchaus dem erwachsenen Fische.

Im Stadium Q ist dann der Schnauzenteil des Kopfes so stark herangewachsen, daß nun auch der Kopf im wesentlichen die Form des erwachsenen Fisches zeigt, dasselbe gilt für die Form des Mundes.

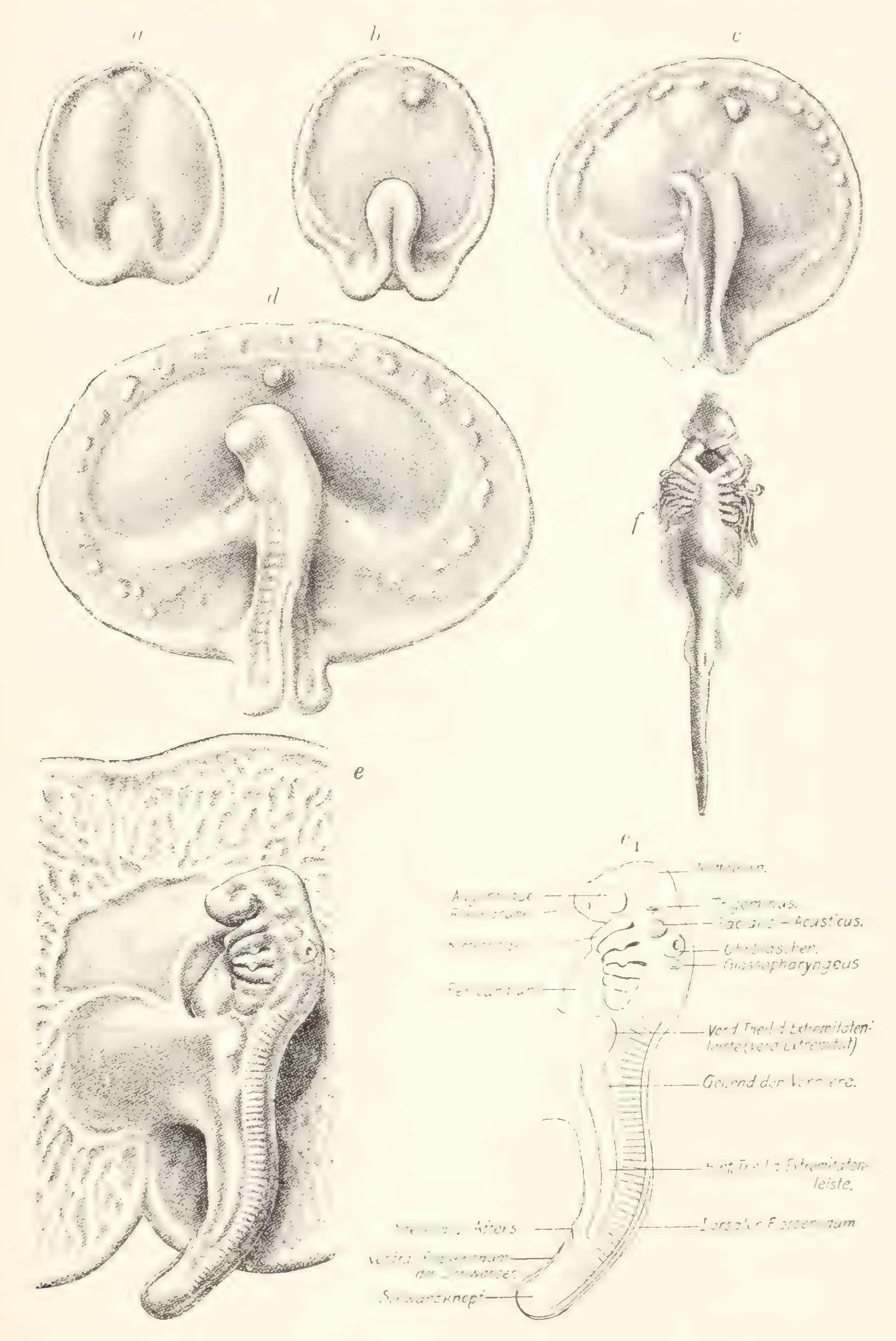
Zur Ergänzung der Balfour'schen Figuren gebe ich in Figur 6 noch einige Abbildungen der schönen Modelle, welche die Gebrüder H. E. und Fr. Ziegler (1892) nach Embryonen von Torpedo ocellata hergestellt haben.

Fig. a (Modell 1) entspricht dem Stadium B Balfour's. Fig. b (Modell 2) dem Stadium C. Zwischen den beiden Schwanzanschwellungen (Tail-swellings von Balfour, Randbeugen von His, Schwanzlappen Ziegler u. A.) tritt die Randkerbe des Blastoderms sehr deutlich hervor. Fig. c (Modell 3) entspricht dem Stadium D. Das vordere Ende der Medullarplatte ist nach abwärts gekrümmt, die tiefe Medullarrinne geht am Hinterende durch die Randkerbe (rinnenförmiger Canalis neurentericus der Autoren, Incisura neurenterica nach His) in die Darmrinne über. An der Peripherie der Blastodermscheibe zeigen sich als kleine höckerförmige Erhebungen die Blutinseln. Der größere Höcker vor der Embryonalanlage ist der Blastocölknopf, der aus der Blastocölblase hervorgegangen ist.

Fig. d (Modell 4) entspricht dem Stadium F. Balfour's. Das Medullarrohr ist bis auf den vorderen Neuroporus, der hier nicht zu sehen ist, und das hintere Drittel geschlossen. Die Schwanzlappen haben sich aufgerichtet und beginnen sich zusammenzulegen, es geschieht das in der Weise, daß zuerst die oberen Ränder der Schwanzlappen sich vereinigen, dadurch wird das Medullarrohr bis zu Ende geschlossen. Dann vereinigen sich die hinteren Ränder der Schwanzlappen, so kommt der Canalis neurentericus zum Abschlusse, und hinter demselben fließen die am Hinterende der Schwanzlappen befindlichen Zellmassen zur Bildung des Schwanzknopfes zusammen. Man bemerkt am Embryo das Hervortreten der Augenblasen und die Vorwölbung der Kiemengegend, die Entwickelung der weiten Pericardialhöhle und die Bildung zahlreicher Ursegmente.

Fig. e ist nach dem Modell 5 von Ziegler hergestellt. Der zu Grunde gelegte Embryo stand zwischen den Balfour'schen Stadien I und K. Die beigedruckte Umrißfigur mit ihren Bezeichnungen erspart eine genauere Beschreibung.

Fig. f endlich zeigt die Ventralansicht eines Torpedoembryos nach einem Photogramme. Diese Abbildung ist besonders für die Mund- und Nasenanlagen, für die Kiemenbogen mit ihren Kiemenfäden und



Erklärung der Figur 6 (Selachier).

Fig. a—e nach den ZIEGLER'schen Wachsmodellen von Torpedo ocellata. — Fig. e_1. Erklärungsfigur zu e. — Fig. f. Aelterer Embryo von Torpedo ocellata, von $15^1/_2$ mm Länge.

für die Anlagen der paarigen Flossen interessant, welche schon Torpedocharaktere zeigen.

Die jungen Keime der Selachier sind einander ziemlich ähnlich, zu der Zeit aber, wo die Embryonen auskriechen oder geboren werden, haben sie bereits alle Charaktere des fertigen Tieres.

4. Die Ganoïden.

Von den Ganoïden ist die Entwickelung von Acipenser, von Lepidosteus und in letzter Zeit auch die von Amia mehrfach studiert worden.

Acipenser. Balfour (A. L. II, 1881) sagt sehr treffend von Acipenser: „das Aussehen des Embryos" „ist sehr sonderbar". „Dies beruht wesentlich darauf, daß sich der Embryo nicht in der für Wirbeltiere gewöhnlichen Weise vom Dotter abhebt [1])." „Der Embryo stellt sich ungefähr so dar, wie wenn man einen gewöhnlichen Embryo längs der Bauchseite aufgeschlitzt und dann ausgebreitet hätte. Organe, die eigentlich der ventralen Seite angehören, kommen auf den Seitenteilen der Dorsalfläche zum Vorschein. Infolge der bedeutenden Ausdehnung des Dotters nach vorn scheint das Herz sogar unmittelbar vor dem Kopf zu liegen."

Nachdem ich dies für das Allgemeine vorausgeschickt habe, wende ich mich zum ersten Auftreten des Störembryos. Die erste Anlage erscheint, ich folge hier Salensky [2]), der Acipenser Ruthenus, den Sterlet, untersucht hat (A. L. III_5, 1881), gegen Ende des ersten Tages der Entwickelung am dorsalen Rande des Blastoporus. Salensky sagt: „Le champ embryonaire se montre alors au-dessus du bord du blastopore. Il correspond à cette partie de l'oeuf, qui se trouve entre la cavité digestive et l'extérieur, du côté de la face dorsale de l'oeuf; sa forme est la même que celle de la cavité digestive. Son extension vers le haut marche parallèlement avec le développement de cette dernière; elle répond toujours à la limite d'extension du mésoderme."

Am zweiten Tage, wenn das Ektoderm etwa $^4/_5$ der Eioberfläche bedeckt, erscheint im Embryonalfelde eine Furche (Fig. 7 a), dieselbe ist etwa 0,7''' lang und von zwei Wülsten begrenzt, welche sich nach vorn vereinigen, nach hinten in den Randwulst des Blastoporus übergehen. Die Furche, es ist die erste Anlage der Medullarfurche, reicht dementsprechend bis zum Blastoporus, dessen Rand dort, wo sie ihn erreicht, leicht eingekerbt ist. Durch diese Einkerbung steht die Medullarfurche mit der Darmhöhle in Verbindung; wir haben hier also ähnliche Verhältnisse, wie sie für Selachier vor der Bildung des Canalis neurentericus (Incisura neurenterica, His) beschrieben sind. In einem etwas älteren Stadium (Fig. b) ist die Embryonalanlage und dementsprechend der Embryo viel länger, der Blastoporus viel enger geworden. Die Medullarrinne verbreitert sich im cranialen Teil und

1) Dasselbe gilt auch für die Amphibien mit großen, sehr dotterreichen Eiern und in gewisser Weise auch für die frühen Stadien der Amnioten.

2) Im einzelnen etwas abweichend, im Prinzip aber durchaus gleich, verläuft nach Dean (A. L. III_5, 1895) die erste Anlage des Körpers von Acipenser sturio; der wesentlichste Unterschied ist wohl der, daß sich bei Acipenser sturio der Blastoporus früher verengert und schließt.

so wird die Anlage des Gehirnes angedeutet, ihr Verhalten dem Blastoporus gegenüber ist das gleiche wie im vorigen Stadium, nur daß der Blastoporus sich sehr verengert hat und die Kerbe an seinem vorderen Rande viel tiefer geworden ist, so daß er fast birnförmig erscheint. Zu beiden Seiten der Medullarrinne sollen nach SALENSKY schon jetzt die Anlagen der WOLFF'schen Gänge zu erkennen sein (*Wg*). Die WOLFF'schen Gänge erscheinen dann ein wenig vor dem Verschluß des Medullarrohres im Oberflächenbilde sehr deutlich als zwei weiße Bänder, wie solche Fig. c zeigt; sie grenzen die Region der Urwirbel von den seitlichen Teilen des Embryos ab.

Die Anlagen der WOLFF'schen Gänge treten zuerst im mittleren Bezirk der Embryonalanlage in die Erscheinung; ihr craniales Ende entspricht der caudalen Grenze der Hirnerweiterung, das caudale Ende der WOLFF'schen Gänge kreist im Bogen um den Dotterpfropf und hinter demselben sollen die WOLFF'schen Gänge sich vereinigen. SALENSKY (A. L. III_5, 1881) sagt: „Des deux côtés, les lames protovertébrales sont longées par les canaux de WOLFF (*Wg*) situés dans la direction de ces lames. De même que ces dernières, ces canaux s'incurvent pour entourer le bouchon de ECKER et se rejoindre en arrière du blastopore“.

Der Blastoporus ist auf Fig. c schon recht eng. In der Anlage des Gehirnes kann man zwei Abschnitte unterscheiden, einen engen vorderen und einen weiten hinteren; der vordere Teil gliedert sich später in zwei. 5 Urwirbel sind angelegt. Der Verschluß des Medullarrohres hat in diesem Stadium schon begonnen. Dieser Verschluß vollzieht sich insofern in besonderer Weise, als sich die Medullarfalten beim Stör so gut wie gar nicht erheben, dadurch kommt beim Verschluß des Medullarrohres ein sehr flaches, aber stark in die Breite ausgezogenes Medullarrohr zustande. Eine prinzipielle Abweichung von den anderen Vertebraten ist damit natürlich nicht gegeben. Der Verschluß des Medullarrohres beginnt in der Mitte, dann schließt sich der craniale Abschnitt, zuletzt das caudale Ende. Hat sich auch das caudale Ende des Medullarrohres geschlossen, so erscheint der Blastoporus nur noch als ein Spalt, dessen Längsrichtung der Längsrichtung des Embryos entspricht. Bilder von einem Embryo nach vollkommenem Verschluß des Medullarrohres geben Fig. d und d_1. Die seitlichen Konturen des Kopfendes, welche vorher, wo erst eine dünne Mesodermschicht neben der Gehirnanlage lag, noch unbestimmt waren, treten mit Verdickung dieser Mesodermmassen deutlicher hervor, und der Kopf erscheint jetzt als eine runde Platte, in deren Mitte das Gehirn liegt. Diese Platte erhebt sich ein wenig über die Oberfläche des Eies und ist vorn durch eine kleine Vertiefung begrenzt, welche die erste Anlage der Mundbucht darstellt. In den beiden Seiten des hinteren Teiles der Kopfplatte bemerkt man die Ohrgrübchen.

Sehr merkwürdig ist nach der Fig. d die Stellung der caudalen Somiten. SALENSKY sagt darüber: „les segments antérieurs conservent leur position perpendiculaire tandisque les postérieurs, à mesure qu' ils s'approchent du blastopore, affectent une position inclinée relativement à l'axe longitudinal. Pendant un certain temps, c'est-à-dire jusqu'à la formation de la queue et l'occlusion du blastopore, cette position persiste. Plus tard, les segments postérieurs qui forment la queue reprennent leur position primitive par rapport à l'axe longitudinal de l'embryon“.

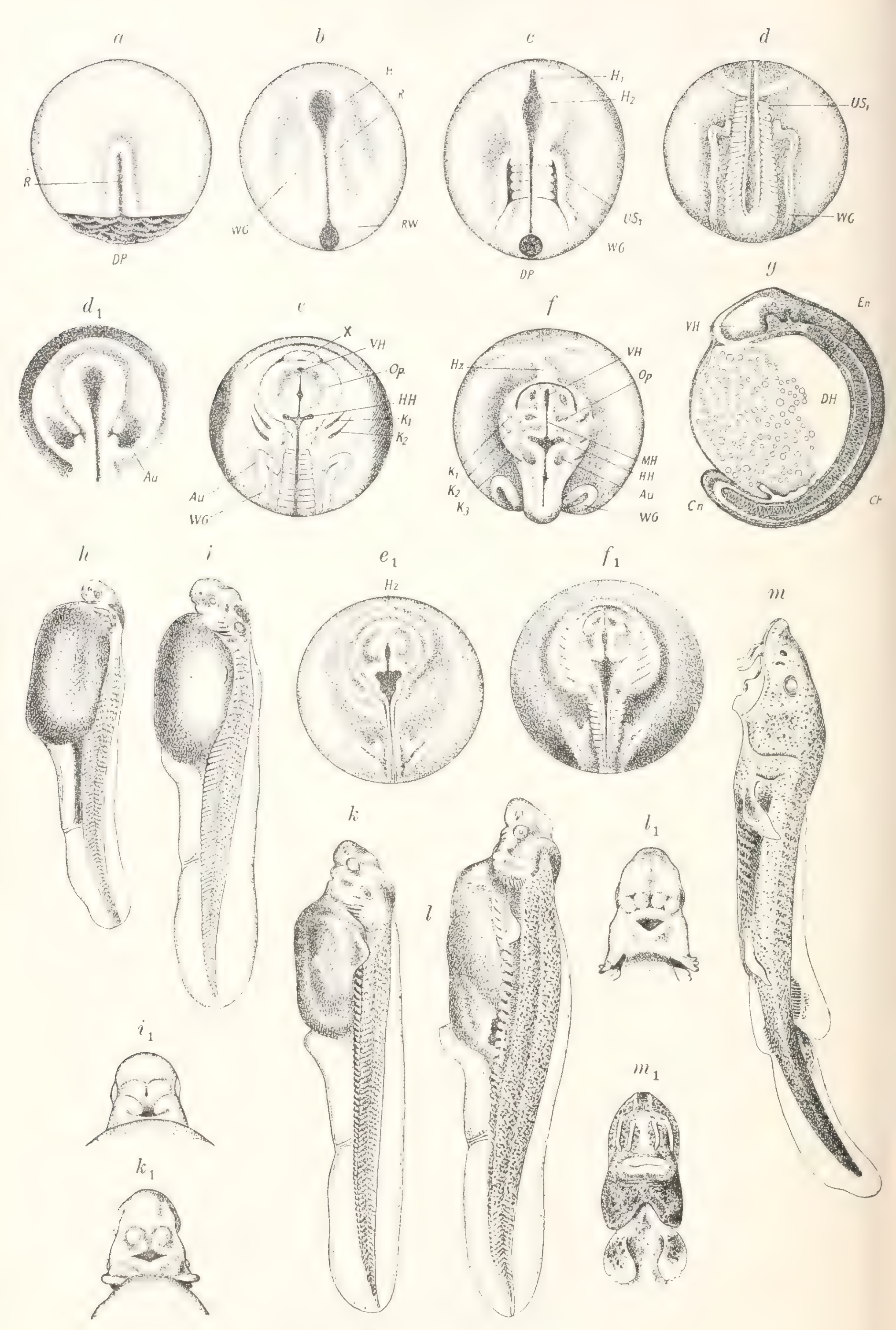


Fig. 7. Acipenser.

Erklärung der Figur 7. Acipenser.

Fig. a–g nach SALENSKY (A. L. III$_3$, 1881). Acipenser Ruthenus (Sterlet). Fig. e_1 und f_1, sowie Fig. h—m_1 nach KUPFFER (93), Acipenser sturio. Vergr. Fig. e und f 12 : 1; h—l 7,5 : 1; h_1, k_1, l_1 10 : 1; m und m_1 5 : 1.

Au Anlage des Ohrbläschens. *Ch* Chorda dorsalis. *DH* Darmhöhle. *DP* Dotterpfropf. *En* Entoderm. *H* Hirnanlage. H_1 Vorderhirnanlage. H_2 Mittelhirnanlage. *HH* Hinterhirnanlage. *Hz* Herz. K_1, K_2, K_3 1., 2., 3. Kiemenspalte. *MH* Mittelhirn. *Op* Anlage der Augenblase. *R* Rückenrinne. *RW* Randwulst. US_1 1. Ursegment. *VH* Vorderhirnanlage. *Wg* WOLFF'scher Gang. *X* Processus frontal, bezw. facial SALENSKY's, nach KUPFFER die Anlage der Hypophyse und Haftscheibe.

Neben den Figg. 7 e und f nach SALENSKY habe ich nun hier für die folgenden Stadien auch 2 Abbildungen nach KUPFFER (1893) gegeben: die Abbildungen KUPFFER's ergänzen und korrigieren zum Teil auch die Abbildungen SALENSKY's in erwünschter Weise. Leider war KUPFFER genötigt, die Zeichnungen durch die Eihaut hindurch zu entwerfen, so daß die Bilder wenig Plastik haben. Wenden wir uns zunächst zur Fig. e und e_1. Hier können wir in der Kopfplatte den mittleren Teil, welcher das Gehirn umgiebt, und einen peripheren Teil unterscheiden. In diesem bemerkt man vor und lateral von den Ohrgrübchen 2 Kiemenfurchen, welche 3 Kiemenbogen abgliedern. Vor dem Kopfe beschreibt SALENSKY einen kleinen Höcker, den er als Processus facial. auch als Processus frontal (Fig. 7 e *x*), bezeichnet. Nach KUPFFER kommt dieser Fortsatz durch die Anlage der Hypophyse und einer Haftscheibe zustande. Im Gebiet des Gehirnes sind noch die Augenblasen zu erwähnen, welche SALENSKY — in den Kopien von BALFOUR und auch von KUPFFER sind sie weggelassen — zwar zeichnet, aber nicht richtig deutet. Das Schwanzende des Embryos beginnt sich jetzt abzuheben.

In der Fig. 7 f (KUPFFER f 1) ist zunächst die stärkere Abhebung des ganzen Embryos, dann die Größenzunahme der Kopfregion hervorzuheben. Vor der Kopfregion tritt das Herz sehr deutlich hervor, und man erkennt auch die ihm zuströmenden Venae vitellinae. Der ganze Embryo legt sich ein wenig auf die rechte Seite. Die Abhebung des Embryos tritt auf einem Medianschnitt besser hervor als auf den Oberflächenbildern (Fig. 7 g). Vor dem Ausschlüpfen erscheinen nun noch die Riechgrübchen. Das ursprünglich in 2 Abschnitte geteilte Gehirn gliedert sich in 3 Bläschen, von denen das mittelste relativ klein ist. Gegen Ende der Embryonalperiode hin beginnt das Herz zu schlagen und nimmt dann eine S-förmige Gestalt an. Fig. 7 h giebt eine junge Störlarve zur Zeit des Ausschlüpfens. Fig. 7 i, k, l Larven vom Anfange des 2., aus der ersten Hälfte des 3. und vom Anfange des 4. Tages. Fig. i_1 k_1, l_1 sind Ventralansichten des Kopfes, der Larven i, k und l. Fig. m und m_1 endlich zeigen einen jungen Stör vom Ende der Larvenperiode, 28 Tage nach dem Ausschlüpfen. Es muß hervorgehoben werden, daß die hier dargestellten Larven nicht, wie es nach den Bildern scheint, einen eigentlichen Dottersack haben, sondern daß der Dotter im Darm, und zwar cranial von der Leberanlage liegt.

BALFOUR (A. L. II. 1881) sagt darüber: „Beim Stör liegt der Dotter fast durchaus vor der Leber und außerdem scheint sich der Stör darin eigentümlich zu verhalten, daß der Dotter, statt ein Anhängsel des Darmkanales zu bilden, vollständig von einem erweiterten Abschnitte des zum Magen werdenden Darmstückes umschlossen wird."

Kupffer (1893) spricht von einem „Dotterdarm, der dem späteren Mitteldarme (Duodenum der Autoren) und dem größeren Teil des Vorderdarmes entspricht“.

Im übrigen sei zu den hier wiedergegebenen Figuren noch bemerkt, daß Fig. h Riechgrube, Auge, Gehörblase und außer dem Unterkiefer den Zungenbeinbogen und drei Kiemenbögen wahrnehmen läßt. Die paarigen Flossenanlagen fehlen noch. In Fig. i ist die hyomandibulare Kiemenfurche ventral verstrichen, ihr dorsaler Teil ist zum Spritzloch geworden. Der Zungenbeinbogen ist am hinteren Rande konvex und leitet so die Bildung des Kiemendeckels ein. Die Brustflosse erscheint als eine niedrige, kurze Leiste. Man kann jetzt auch, da der Dotterdarm sie nicht mehr verdeckt, von der Ventralseite her eine Ansicht der Haftscheibe bekommen. Die früher einfache Haftscheibe wird durch eine vom dorsalen Rande her einschneidende Furche zum größeren Teil halbiert, von den Oberkieferfortsätzen ist sie durch Rinnen abgesetzt. — In Fig. k tritt der Kiemendeckel deutlicher hervor, das Spritzloch ist verkürzt, vor der Gehörblase wölbt sich das Facialisganglion vor. Die Brustflosse ragt dorsalwärts auf und die Muskelsegmente beginnen nach der ventralen Seite vorzuwachsen. Wie Fig. k_1 zeigt, ist aus jeder Hälfte der Haftscheibe ein halbkugelig gewölbter Hügel geworden; die Oberkieferfortsätze haben sich in der Mittellinie noch nicht vereinigt. — Fig. l zeigt Kiemenanlagen. Eine aus kurzen, fingerförmigen Fortsätzen bestehende Opercularkieme ist vorhanden, und ebensolche Fortsätze finden sich am ersten Kiemenbogen. Die Muskelelemente, und zwar mußten die vorderen dabei unter der Brustflosse hinwegtreten, sind weiter ventralwärts gewachsen. Der ganze Rumpf der Larve ist mit Pigmentflecken bedeckt. Fig. l_1 zeigt, daß die Umrandung des Mundes nunmehr vollständig ist. An Stelle der zwei Hügel vor dem Munde sieht man jetzt 4, welche aus den vorher einfachen Hügeln durch Teilung entstanden sind; es sind das die Anlagen der 4 Barteln, welche so aus der Haftscheibe hervorgegangen sind. Die Fig. 7 m und m_1 beschreibt Kupffer folgendermaßen: „Das Rostrum springt stark vor, das scharf hervortretende viereckige Feld vor den Barteln ist durch eine Knorpelplatte veranlaßt, die vier gleichlangen Barteln reichen, zurückgelegt, fast bis zum Maule, das Maul ist vorstreckbar, die Nasenöffnung doppelt, das Spritzloch sehr klein, bei dieser Vergrößerung (5:1) gar nicht zu sehen, die Opercularkieme ist verschwunden, das System der Nervensäckchen an der Unterseite der Schnauze ist stark entwickelt.“

„Die paarigen Flossen sind gut ausgebildet, die Saumflosse ist zwar fast noch in ganzer Ausdehnung vorhanden, reicht am Rücken bis zur Region der Brustflossen, ist hier aber bereits im Verstreichen. Die Anlage der Rückenflosse in der Saumflosse erhebt sich beträchtlich über letztere und enthält Strahlen; am Schwanzteile der Saumflosse deutet eine schwache Einkerbung die späteren zwei Lappen der bleibenden Schwanzflosse an, ebenso bezeichnet eine Einkerbung die hintere Grenze der in Anlage begriffenen Afterflosse. Am Bauche vor den Bauchflossen ist nur noch eine schwache Spur der Saumflosse wahrnehmbar. Das Gebiß ist noch vorhanden, aber in Rückbildung begriffen. Die Metamorphose nähert sich also ihrem Abschluß.“

Lepidosteus. Die embryonale Entwickelung der äußeren Körperform von Lepidosteus ist von Balfour und W. N. Parker

(A. L. III_5. 1882) und ganz neuerdings von DEAN (A. L. III_5. 1895) studiert worden. Ich gebe hier Abbildungen nach DEAN und BALFOUR und W. N. PARKER und folge auch den Angaben dieser Autoren.

Die erste Anlage des Embryos giebt DEAN (A. L. III_5 1895) in seiner Fig. 14 (hier Fig. 8 a). Bei einem Embryo von 38 Stunden erkennen wir am dorsalen Rande des Blastoporus eine deutliche Kerbe, und im Bereiche dieser Kerbe ist der Rand verdickt.

Fig. 8 b zeigt einen Embryo vom 3. Tage nach der Befruchtung. Der Embryo ist etwa 3,5 mm lang und hantelförmig gestaltet. Man kann an ihm eine äußere Zone, welche einige Aehnlichkeit mit der Area pellucida der Vögel hat und den parietalen Teil des Körpers bildet, und einen centralen Teil unterscheiden, der aus den Medullarplatten und der Somitenregion besteht. Die periphere Zone ist am gehärteten Objekte wenigstens leicht vertieft. Die dunkle Linie in der Mitte der Anlage des Centralnervensystems ist keine Vertiefung — das Centralnervensystem legt sich bei Lepidosteus als solider Kiel an — sondern eine Leiste von Ektodermzellen, wahrscheinlich ein durch die Härtnng bewirktes Kunstprodukt. Der vordere Teil der Anlage des Centralnervensystems ist als Gehirnanlage etwas verbreitert, seine lateralen Anschwellungen mögen die ersten Anlagen der Augenblasen sein. Der hintere Teil der centralen Region des Embryos ist angeschwollen und mag der Schwanzanschwellung der Teleostier verglichen und ebenso bezeichnet werden.

Der in Fig. 8 c und c_1 dargestellte Embryo hat, abgesehen vom Größenwachstum — der Embryo ist um mehr als die Hälfte des Eies herumgewachsen — viel Aehnlichkeit mit dem vorher beschriebenen. Die Hirnanlage ist jetzt in drei Abschnitte geteilt, welche als Vorder-, Mittel- und Hinterhirn aufzufassen sind. Am Vorderhirne erkennt man die nunmehr deutlicher gewordenen Anlagen der Augenblasen, es ist die längste Hirnabteilung, das Mittelhirn ist die kleinste, das Hinterhirn geht unmerklich in die Rückenmarksanlage über.

Fig. 8 d entspricht einem Embryo vom 6. Tage nach der Befruchtung. Die Länge des Embryos hat wieder beträchtlich zugenommen, und der Kopf bildet einen relativ kleineren Teil des ganzen Körpers. Die Gehirnabteilungen sind deutlicher ausgeprägt, die Augenblasen weiter ausgewachsen. Das Vorderhirn biegt sich leicht nach vorn, und das Mittelhirn erscheint daher als eine ausgesprochene rundliche Vorwölbung. Die ersten beiden Kiemenfurchen und dementsprechend die ersten Visceralbogenanlagen sind deutlich geworden. Die WOLFF'schen Gänge treten in ähnlicher Weise hervor wie bei Acipenser.

Der Körper ist schmäler geworden und hat sich mehr vom Dotter abgehoben; eine große Anzahl von Somiten sind aufgetreten.

Fig. 8 e stellt einen Embryo vom 8. Tage nach der Befruchtung dar; Kopf und Rumpf sind jetzt von rechts nach links viel stärker komprimiert, der Kopf ist eine Strecke ganz vom Dotter abgefaltet, und auch der Rumpf hebt sich viel besser ab. Die Augenblasen treten äußerlich weniger hervor. Die erste Anlage des Opercularfortsatzes ist deutlich zu erkennen. Die Linsenanlagen sind vorhanden und die Ohrbläschen abgeschnürt. — Einen Embryo vom 9. Tage nach der Befruchtung haben BALFOUR und PARKER nicht abgebildet. Sie schildern ihn folgendermaßen: Der Embryo ist etwa 8 mm lang und hat vollkommen Fischform angenommen. Bosonders der Schwanz ist in die Länge gewachsen und von

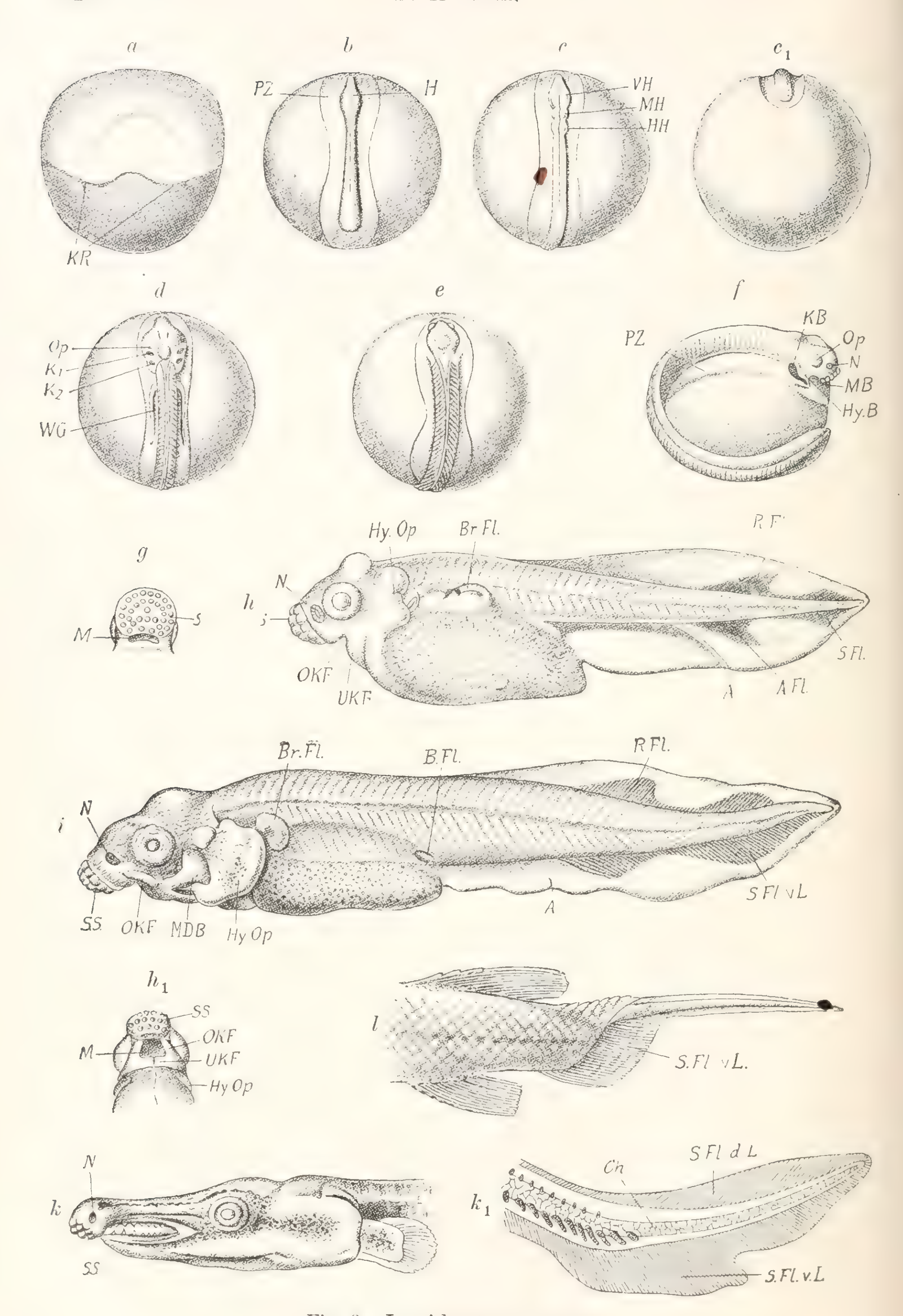


Fig. 8. Lepidosteus osseus.

Erklärung der Figur 8. Lepidosteus osseus.

Fig. a nach DEAN (A. L. III_5, 1895), — Fig. b—k_1 nach BALFOUR und W. N. PARKER (A. L. III_5, 1882). Vergr. Fig. a—i etwa 7,5 : 1.

A After. *A.Fl.* Afterflosse. *B.Fl.* Bauchflosse. *Br.Fl.* Brustflosse. *Ch* Chorda dorsalis. *H* Hirnanlage. *HH* Hinterhirnanlage. *Hy.B* Hyoïdbogen. *Hy.Op.* Opercularfortsatz des Hyoïdbogens. K_1, K_2 1., 2. Kiemenspalte. *KB* Kiemenbogen (kommen auch im Original nicht besser heraus als in Fig. f). *KR* Rand des Keimes (dorsale Lippe des Blastoporus). *M* Mund. *MB* Mundbucht. *MDB* Mandibularbogen. *MH* Mittelhirn. *N* Anlagen der Nasengrübchen. *OKF.* Oberkieferfortsatz. *Op* Anlage der Augenblase. *Pz* Parietalzone. *R.Fl.* Rückenflosse. *S.Fl.* Schwanzflosse. *S.Fl.d.L.* Schwanzflosse dorsaler Lappen. *S.Fl.v.L* Schwanzflosse ventraler Lappen. *UKF.* Unterkieferfortsatz. *VH* Vorderhirn. *WG* WOLFF'scher Gang.

rechts nach links stark abgeplattet. Der Schwanz ist ganz frei vom Dotter und krümmt sich rund um denselben, so daß er den Kopf erreicht, gewöhnlich liegt der Schwanz mit seiner linken Seite dem Dotter auf. Er hat wohl entwickelte dorsale und ventrale Flossenfalten, welche hinten mit einander in Verbindung stehen; die Schwanzflosse ist so annähernd symmetrisch. Der Kopf ist lange nicht so weit vom Dotter abgefaltet als der Schwanz. An seinem Vorderende findet sich eine Platte mit zahlreichen Papillen. Die Platte ist etwas gespalten und hat in der Mitte einen tiefen Eindruck. — Dorsal von ihr an dem vorderen Ende des Kopfes sind zwei weit von einander getrennte Nasengruben. Vor dem Kopfe auf dem Dotter sieht man das Herz, ganz so wie bei Störembryonen. Dicht unter der Saugscheibe liegt der spaltförmige Mund. Er ist nach unten hin durch die beiden Kieferbogen begrenzt, welche sich ventral in der Mittellinie vereinigen. Eine enge, aber wohl ausgesprochene Vertiefung zu beiden Seiten des Kopfes zeigt die hintere Grenze der Kieferbogen an. Hinter ihr findet sich der sehr deutliche Hyoïdbogen mit der Anlage der Opercularfalte, und in der Grube, welche teilweise durch diese verdeckt wird, kann man den 1. Kiemenbogen erblicken.

Einen Embryo vom 11. Tage nach der Befruchtung zeigt Fig. 8 f. Der jetzt etwa 10 mm lange Embryo hat weiter beträchtliche Fortschritte gemacht. Die Schwanzflosse ist jetzt deutlich unsymmetrisch, und der dorsale Flossensaum erstreckt sich fast über die ganze Länge des Rumpfes. Die Saugscheibe ragt mehr hervor, und ihre Papillen, etwa 30 an der Zahl, sind deutlicher; eine Zusammensetzung der Saugscheibe aus zwei seitlichen Hälften ist nicht kenntlich, die Opercularfalte ist größer, und hinter ihr kann man 2 deutliche Kiemenbogen erkennen. Die Anlagen der vorderen Flossen ragen zu beiden Seiten des Embryos senkrecht von der Oberfläche des Dotters in die Höhe.

Für die jungen, eben ausgeschlüpften Larven des Lepidosteus betonen BALFOUR und PARKER ihre Aehnlichkeit mit Teleostierembryonen, ein sehr charakteristisches Merkmal der jungen Ganoïden ist jedoch die Saugscheibe; eine solche stellt Fig. 8 g vom Stadium des Embryos f dar, Fig. 8 h giebt einen Embryo von 11 mm Länge alsbald nach dem Ausschlüpfen. Der längliche Dottersack läuft nach hinten in einen Zipfel aus. Der Mund ist sehr weit offen, wie das Fig. h darstellt, er ist etwa rhombisch gestaltet und hinten durch die Mandibularbogen, seitlich durch die Oberkieferfortsätze derselben und vorne durch die Saugscheibe begrenzt, deren centrale Papillen in Gruppen angeordnet sind. Die Opercularfalten sind sehr groß und decken die hinteren Kiemenbogen. Zwischen Mandibular- und Hyoïdbogen liegt eine deutliche Grube, doch läßt sich kein Rest der Hyomandibularspalte nachweisen.

Die Brustflossen sind stark vorspringende Längsleisten, die vom Dottersacke aus fast senkrecht in die Höhe ragen. Von den Beckenflossen haben Balfour und Parker noch keine Spuren finden können; hätten sie das nicht ganz deutlich ausgesprochen, so würde ich in dem kleinen Höcker über dem caudalen Ende des Dottersackes, ventral von den Myotomen, diese Anlage gesucht haben. Die Lage der definitiven Rücken-, Anal- und Schwanzflossen ist jetzt durch Pigmentanhäufungen in der Embryonalflosse zu erkennen.

Fig. i zeigt einen Embryo 6 Tage nach dem Ausschlüpfen; derselbe ist etwa 15 mm lang. Die Schnauzenregion des Kopfes, welche die Saugscheibe trägt, hat sich beträchtlich verlängert. An den Seiten der Schnauze findet man die etwas in die Länge ausgewachsenen Nasengruben. Der Mund hat sich zu einer Spalte verengert. Mandibular- und Maxillarfortsätze verlaufen fast parallel. Das Operculum ist jetzt eine sehr breite Falte, die sich so weit nach hinten ausgedehnt hat, daß sie die Insertion der Brustflosse deckt. Beide Opercularfalten vereinigen sich ventral beinahe. Der Dottersack ist noch mehr geschwunden, und infolgedessen entspringt jetzt die Brustflosse mehr oder weniger horizontal von der seitlichen Körperwand, und ihre Ursprungslinie ist aus der longitudinalen Richtung in eine mehr oder weniger transversale übergegangen. Die ersten Spuren der Beckenflossen sind nun auch sichtbar und zwar als leichte, längs verlaufende Erhabenheiten über dem caudalen Ende des Dottersackes. Die Pigmentation, welche die Stellen der bleibenden Flossen anzeigt, ist ausgesprochener, und es sei besonders hervorgehoben, daß der ventrale Teil der Schwanzflosse, aus der die definitive Schwanzflosse wird, beträchtlich stärker vorspringt, als der ihr gegenüberliegende dorsale Teil.

Die weiteren Veränderungen bestehen hauptsächlich in der Verlängerung der Schnauze und der Verlängerung des Ober- und Unterkiefers. Bei Larven vom 18. Tage, welche eine Länge von 21 mm haben, ist die Nasenöffnung geteilt. Die Opercularfalten liegen ventral übereinander, und zwar die linke zu oberst. Die Flossen treten mehr hervor, und der Dottersack ist nicht mehr als äußerer Anhang zu erkennen. — Mehr und mehr nimmt nun der junge Fisch die Formen des erwachsenen an. Bei einem jungen Tiere von 23 mm Länge, dessen Kopf Fig. 8 k darstellt, ist der wesentliche Unterschied gegenüber dem ausgewachsenen Tiere die Anwesenheit eines äußeren heterocerken Schwanzes, der als Rest der primitiven Caudalflosse über die definitive Flosse hinausragt (Fig. 8 k_1). Der Schwanz einer 11 cm langen Larve, bei der die Schuppen aufzutreten beginnen, ist in Fig. 8 l wiedergegeben.

Amia. Die Entwickelung der äußeren Körperform ist bei Amia in allen wesentlichen Punkten die gleiche wie bei Acipenser und Lepidosteus. Ueber die Larven von Lepidosteus, Acipenser und Amia sagt Dean, daß sie in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen, wenn man ihre Größe nicht in Betracht zieht, schwer zu unterscheiden sind. Das Amia-Ei ist nach Dean (A. L. III_5, 1896) insofern meroblastisch, als seine ersten Furchen ganz auf den animalen Pol beschränkt sind; die kompakten Blastomeren gleichen denen der Teleostier, und die Furchungshöhle fehlt eigentlich ganz. Der Embryo erscheint zur Zeit des Schlusses des Blastoporus. Ich gebe hier 6 Stadien aus der Entwickelung von Amia nach prachtvollen Photogrammen, welche mir J. Reighard in Ann Arbor gütigst zur Verfügung gestellt hat. Diese

Abbildungen werden einen Teil der von Reighard bearbeiteten Normentafel von Amia bilden.

Fig. 9 a entspricht etwa dem in Fig. 8 b der Lepidosteusreihe abgebildeten Embryo. Die Anlage des Centralnervensystems tritt deutlich hervor, die Augenblasen sind noch nicht angelegt und auch das Vorderhirn hat sich noch nicht gebildet. Bei a haben wir die Grenze zwischen Hinter- und Mittelhirn. Die verbreiterte Region der Anlage des Nervensystems caudal von a entspricht der Gegend der Ohrgrübchen. Rings um den Embryo hebt sich eine hellere Region ab, welche der Ausbreitung des Mesoblasts ihre Entstehung verdankt, wohl der Parietalzone *Pz.* bei Lepidosteus entsprechend, ihre Grenze fällt mit der Grenze des Mesoblasts zusammen. Im caudalen Teile der Figur erkennt man neben der Anlage des Nervensystems Urwirbelgrenzen.

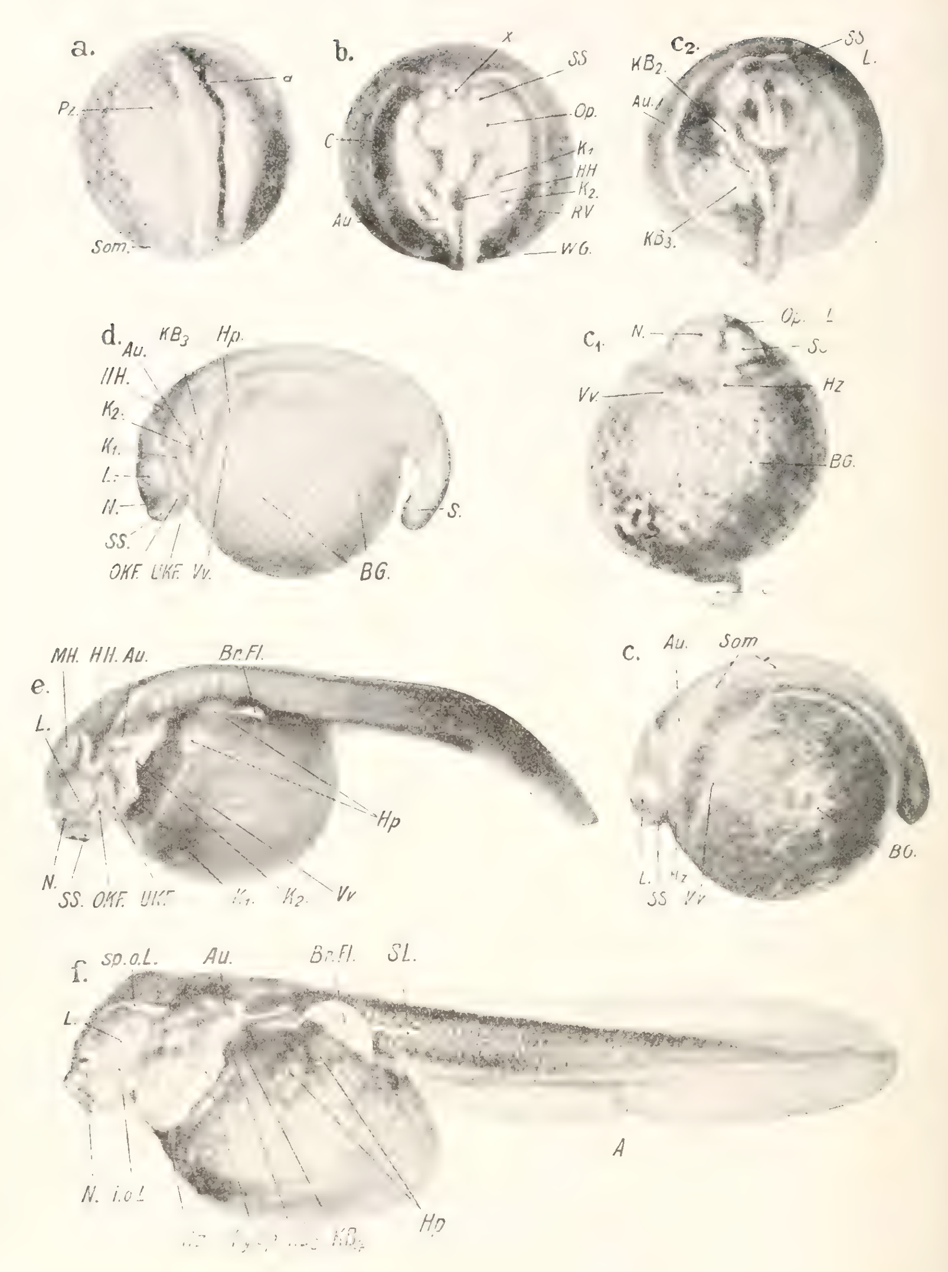
Fig. 9 b gleicht mehr den entsprechenden Stadien von Acipenser (vgl. dort Fig. 7 f und f_1) als von Lepidosteus (vgl. dort Fig. 8 d). Das Centralnervensystem und besonders das Gehirn sind gegliedert, und sehr deutlich tritt das verdünnte Dach des 4. Ventrikels hervor. Man erkennt deutliche Augenblasen (*Op.*). Neben dem Hinterhirn (*HH.*) kann man die Gehörbläschen sehen. Gerade vor der Gehirnanlage haben wir eine Anlage (*X*), welche an die mit *X* bezeichnete Anlage in Fig. 7 e von Acipenser erinnert und die Reighard button (Knopf) nennt; zu beiden Seiten davon sind die Anlagen der Saugnäpfe (*SS.*). Die Kopfregion ist wie bei Acipenser umgeben von der Kiemenbogenregion, in der man bereits die Anlage des Spritzloches (K_1) und der posthyoïden Kiemenspalte erkennen kann (K_2.). Caudal von dem Ohrbläschen erkennt man sehr deutlich die Urwirbelanlagen. Sie, wie auch die Kiemenbogenregion, sind von einem Mesoblasthofe umgeben, an dessen Rand sich eine Vene (*R.V.*) gebildet hat. Im Bereiche dieses Mesoblasthofes erkennt man die Anlage der Körperhöhle (*C.*). Ganz am caudalen Ende der Figur, lateral von den Urwirbeln, sieht man die cranialen Enden der Wolff'schen Gänge (*WG.*) resp. die Anlagen der Vornieren.

Fig. 9 c, c_1 und c_2 stellen den gleichen Embryo dar. Man achte auf die Sauger (*SS.*), welche (Fig. 9 c) halbmondförmig erscheinen. Die Linsengrübchen *L.* haben sich gebildet, ebenso die Nasengruben *N.* Die 1. Kiemenspalte, die Spritzlochanlage, ist beinahe obliteriert. Der Schwanz (*S.*) beginnt hervorzuwachsen, vor dem Kopfende des Embryos sehen wir die Herzanlage (*Hz.*), ganz ähnlich wie beim Acipenserembryo (dort in Fig. 7 f). Die Herzanlage steht in Verbindung mit den Venae vitellinae (*V.v.*). Auf dem Dotter erkennt man die Anlagen von Blutgefäßen (*BG.*).

Bei dem wenig älteren, in Fig. 9 d dargestellten Embryo beginnt sich auch der Kopf abzuheben und der Schwanz ragt schon recht beträchtlich hervor. Die Linse (*L.*) ist abgeschnürt. Am Mandibularbogen kann man einen Oberkieferfortsatz (*OKF.*) und Unterkieferfortsatz (*UKF.*) unterscheiden, hinter dem Hyoïdbogen den 1. wahren Kiemenbogen KB_3. Auch die Leberanlage (*Hp.*) ist bereits zu erkennen.

Fig. 9 e zeigt den Embryo von Amia, wie er sich wenige Stunden vor dem Ausschlüpfen darstellt. Die Saugorgane (*SS.*) sind in zwei Näpfe geteilt, welche sich auf der Oberfläche öffnen, die Brustflosse *Br.Fl.* wird kenntlich.

Eine Amialarve, einige Zeit nach dem Ausschlüpfen, in diesem Falle nach $4^1/_2$ Tagen, giebt Fig. 9 f. Ich bemerke hier, daß solche Altersangaben bei allen Fischembryonen ohne genaue Angabe der Wasser-



Erklärung der Figur 9. Amia.

Nach Photogrammen von J. Reighard Ann Arbor, U.S.A.

Fig. a—e 15 : 1; f nahezu 15 : 1.

A After. *a* steht in Fig. a an der Grenze zwischen Mittel- und Hinterhirnanlage (vgl. Text). *Au* Anlage des Ohrbläschens. *BG* Blutgefäßanlagen. *Br.Fl.* Brustflosse. *C* Durchscheinendes Cölom. *HH.* Hinterhirnanlage. *Hp.* Leberanlage (durch die Körperwand durchscheinend). *Hy.Op.* Opercularfortsatz des Hyoïd. *Hz.* Herz. *i.o.L.* Infraorbitallinie (der Hautsinnesorgane). K_1, K_2 1., 2. Kiemenspalte. KB_1,

KB., u. s. w. 1., 2. u. s. w. Kiemenbogen. *L.* Linsenanlage. *MH.* Mittelhirnanlage. *N* Nasenanlage. *OKF.* Oberkieferfortsatz. *Op.* Anlage der Augenblase. *Op.* und *L.* Anlage der Augenblase und Linse. *PZ.* Parietalzone. *RV* Randvene. *S.* Schwanz. *SL.* Seitenlinie (der Hautsinnesorgane). *sp.o.l.* Supraorbitallinie. *SS.* Anlage des Haftorgans (Saugers). *Som.* Somiten (Ursegmente). *UKF.* Unterkieferfortsatz. *Vv.* Vena vitellina. *WG.* WOLFF'scher Gang. *x* Knopf (vergl. Text).

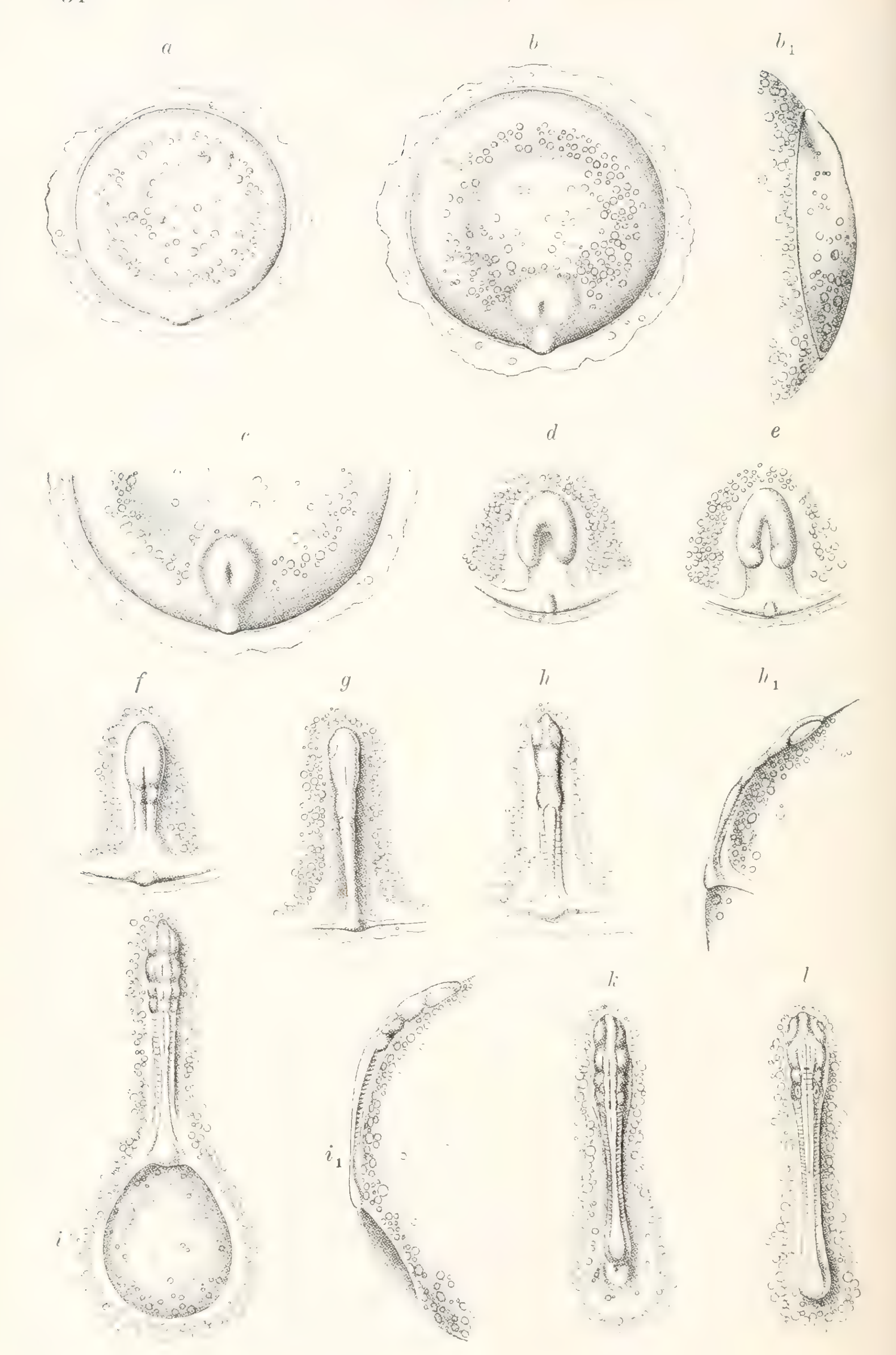
temperaturen während des ganzen Verlaufes der Entwickelung keinen Wert haben. Jedenfalls ist es durchaus unmöglich, gleichalterige Embryonen ohne weiteres mit einander zu vergleichen. Ich hebe für den hier dargestellten Embryo hervor: das Auftreten der Sinnesorganlinien am Kopfe *S.O.L.*, *Sp.O.L.* und der Seitenlinie *SL.* Der Dottersack ist bereits verhältnismäßig klein, und an seiner oberen Grenze, etwas unterhalb und cranial von der Brustflosse (*Br.Fl.*) erkennt man die Leberanlage. Der Schwanzteil der Larve ist mächtig entwickelt und von einem schönen Flossensaume umgeben. Der After (*A.*) ist deutlich zu erkennen.

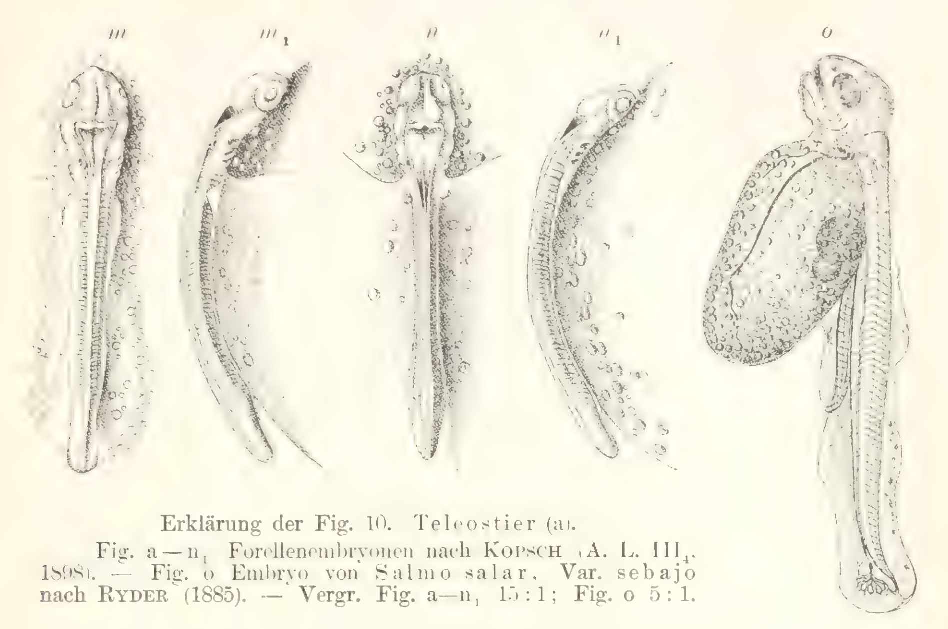
5. Die Teleostier.

Ueber die äußere Formengestaltung des Teleostierembryos liegen uns viele und bedeutungsvolle Arbeiten vor. Ich nenne nur: v. BAER (A. L. III_4, 1835), VOGT (A. L. III_4, 1842), KUPFFER (A. L. III_4, 1868, 1878) OELLACHER (A. L. III_4, 1873), HIS (1876), HENNEGUY (A. L. III_4, 1888) und KOPSCH (A. L. III_4, 1898). Dazu ist ganz neuerdings noch der wichtige Aufsatz von BUDGETT (1901) gekommen. Ich bespreche hier zunächst die Entwickelungsgeschichte der äußeren Form der viel bearbeiteten Forelle und folge KOPSCH, dessen Bilder ich auch wiedergebe.

Während im Stadium der ausgebildeten Morula bei der Forelle die Peripherie des Keimes mit dem Dotter nicht zusammenhängt, sondern die Oberfläche der Dotterkugel überragt, so daß der Keim pilzförmig aussieht, ist das erste Zeichen der beginnenden Embryonalbildung eine Ausbreitung und Abflachung des Keimes. Diese Abflachung ist an dem der späteren Embryonalanlage gerade gegenüberliegenden Teile der Peripherie des Keimes am stärksten, und von dort aus steigt die Oberfläche allmählich nach der Stelle der späteren Embryonalanlage hin an. Der übergewölbte Rand der Morula ist verschwunden; der Rand des Blastoderms geht mit den vorderen und seitlichen Teilen seiner Peripherie unter Bildung einer niedrigen Schwelle in die Oberfläche der Dotterkugel über. Der hintere Rand ist am höchsten über das Niveau der Dotterkugel erhoben, so daß eine Orientierung des Keimes in diesem Stadium möglich ist. Der Blastodermrand bedeckt das peripherische Syncytium nicht ganz.

Die nächste Differenzierung am Blastoderm besteht in dem Auftreten eines Knopfes (Schwanzknospe, OELLACHER; Randknospe, HIS; Endknospe, v. KUPFFER; Proeminence caudal, BALFOUR; Bourgeon caudal, HENNEGUY) an seinem hinteren Rande (Fig. 10 a). Der Knopf prominiert nach oben und nach hinten, seine Ausbildung ist individuell und nach den einzelnen Stadien eine wechselnde. Durch das Auftreten des Knopfes verliert die Keimscheibe, wie man mit KOPSCH das Blastoderm der Forelle nennen kann, ihre kreisrunde Gestalt, sie wird in der Richtung von vorn nach hinten etwas verlängert. Auf dem Stadium, das die Fig. 10 b und b_1


a
b
b_1
c
d
e
f
g
h
h_1
i
i_1
k
l



Erklärung der Fig. 10. Teleostier (a).
Fig. a — n_1 Forellenembryonen nach KOPSCH (A. L. III_4, 1898). — Fig. o Embryo von Salmo salar, Var. sebajo nach RYDER (1885). — Vergr. Fig. a—n_1 15 : 1; Fig. o 5 : 1.

darstellen, erhebt sich vor dem Knopfe ein Feld, welches die Gestalt eines Rhombus mit stark abgerundeten Ecken hat („Embryonalschild“, KUPFFER, OELLACHER), dessen hintere Ecke direkt mit dem Knopfe zusammenhängt. Die beiden seitlichen Ecken dieses Feldes hängen mit Zellmassen zusammen, welche den Raum zwischen dem rhombischen Felde und dem Rande der Keimscheibe ausfüllen, sie erheben sich auch, aber nur wenig, über das Niveau der Keimscheibe, steigen von vorne nach hinten sanft an und gehen in den zelligen Randring über. Diese Zellmassen sind das, was KUPFFER und OELLACHER als Embryonalsaum bezeichnen. In Fig. 10 c hat die Embryonalanlage eine birnförmige Gestalt angenommen, sie hat sich verlängert, aber zugleich verschmälert. Der hintere schmale Teil geht direkt in den Knopf über. In der Mittellinie verläuft eine seichte Furche (Rückenfurche, STRICKER, OELLACHER, HIS, GORONOWITSCH; Sillon médullaire, HENNEGUY), welche an der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel der Embryonalanlage beginnt und kurz vor dem Knopfe endigt. Da sich bekanntlich bei den Knochenfischen das centrale Nervensystem als ein solider Kiel anlegt, entspricht diese Furche natürlich nicht der Medullarfurche bei jenen Tieren, bei denen das centrale Nervensystem durch Einfaltung entsteht. Der Embryonalsaum beginnt an der breitesten Stelle der Embryonalanlage, verläuft mit einem nach vorne offenen Bogen seitwärts und geht, allmählich schmaler werdend, sowohl nach hinten, als auch seitwärts in den zelligen Randring über. Die Erhebung der Embryonalanlage über das Niveau der Keimscheibe ist namentlich im vorderen Teile ausgesprochener.

In Fig. 10 d ist die Embryonalanlage erheblich länger geworden, hat sich dabei aber nur wenig verschmälert. Man kann an ihr unterscheiden: 1) einen hufeisenförmig gestalteten, nach hinten offenen Wulst, der dem vor dem Knopfe gelegenen Teile der Embryonalanlage des vorigen Stadiums entspricht, und 2) einen hinteren flachen Teil, auf welchem der Knopf liegt: das ist der Zuwachs, um den sich die Embryonalanlage ver-

längert hat. Zwischen den beiden Schenkeln des Hufeisens liegt eine flache, breite Grube, welche der Rinne des vorhergehenden Stadiums entspricht. Der Knopf ist birnförmig und ragt nur nach oben, nicht nach hinten vor. Der Embryonalsaum bildet an der vorderen Hälfte eine schmale seitliche Zone, wird nach hinten breiter und rundet den Winkel zwischen Randring und Embryonalanlage aus.

Fig. 10 e ist in den Hauptzügen der Fig. 10 d ähnlich. Die Grube zwischen den Hufeisenschenkeln ist verengert und vertieft. An den hinteren Enden der Hufeisenschenkel sind durch seichte Furchen 2 rundliche Hervorragungen abgegrenzt, welche wichtige Marken darstellen, da sie die Gegend des Hinterhirnes bezeichnen. Man kann somit von diesem Stadium an die Kopf- und Rumpfanlage voneinander abgrenzen.

Das Stadium, welches uns Fig. 10 f wiedergiebt, ist charakterisiert durch die bedeutende Verschmälerung der ganzen Embryonalanlage und durch die Erhebung des auf den beiden vorhergehenden Stadien flach ausgebreiteten Teiles derselben. An Stelle der breiten und tiefen Grube zwischen den Schenkeln des Hufeisens finden wir jetzt eine schmale Rinne. Die Hinterhirnhervorragungen sind einander näher gerückt und nur noch durch eine schmale Rinne getrennt. Dicht vor und hinter den Hervorragungen zeigt die in der Mittellinie verlaufende Rinne kleine, rautenförmige Erweiterungen. Das zwischen dem Knopfe und den Hinterhirnhervorragungen liegende Stück der Embryonalanlage enthält das Centralnervensystem (Nachhirn und Rückenmark) sowie die Urwirbelzone. Urwirbel kann man jedoch äußerlich noch nicht abgrenzen. Der Knopf ragt nun auch wieder nach hinten vor.

In einer Embryonalanlage, wie sie Fig. 10 g darstellt, kann man durch seitliche Einkerbungen gesondert drei hintereinander liegende Stücke unterscheiden. Das vorderste Stück, ungefähr ein Drittel der Länge des Embryos einnehmend, enthält in seinem vorderen, abgerundeten und gegen die benachbarten Teile der Keimscheibe steil abfallenden Teile die noch nicht von einander getrennte Vorderhirn- und Mittelhirnanlage, nebst den durch eine fast unmerkbare dunkle Linie von dem Gehirn abgegrenzten Augenblasen. Im Bereiche der Mittelhirnanlage deutet eine feine dunkle Linie den letzten Rest der bei den vorhergehenden Stadien besprochenen medianen Furche an. Der mittlere Abschnitt der Embryonalanlage ist aus der medianen Vereinigung der bei der Fig. 10 e beschriebenen Hinterhirnhervorragungen entstanden. Der hintere Teil enthält das centrale Nervensystem des Rumpfes (Nachhirn und Rückenmark) und ist seitlich durch eine flache Rinne von der Urwirbelzone abgesetzt.

In Fig. 10 h sind 11 Urwirbelpaare bei Oberflächenbetrachtung sichtbar. Die Augenblasen sind deutlicher abgegrenzt. Die Vorderhirnanlage überragt den vorderen Rand der Augenblasen und fällt steil gegen die Keimscheibe ab. Nach dem Mittelhirn ist sie durch eine seichte Einbiegung abgegrenzt.

An dem Hinterhirnabschnitt des Embryos zeigt sich eine neue, seitliche Einkerbung ungefähr in der Mitte seiner Länge, dieselbe ist das erste Zeichen der 1. Kiemenspalte. Das vor derselben liegende Stück enthält in seinen seitlichen Teilen die dorsal gelegene Anlage des Gehörbläschens und eine ventral gelegene Mesodermanhäufung, die Anlage des Hyoïdbogens. Der hinter der Anlage der zuerst aufgetretenen Kiemenfurche gelegene Teil ist die Anlage des 3. und der folgenden Visceralbogen.

Die Anlage des Gehörbläschens liegt auf diesen frühen Stadien über dem Hyoïdwulst, während sie sich später über der 1. Kiemenspalte und noch später über dem 3. Visceralbogen findet. KOPSCH vermutet, daß die Verschiebung dadurch zu erklären ist, daß die Kiemenbogen bei ihrer weiteren Entwickelung nach vorn wachsen.

Der Knopf erreicht auf diesem Stadium seine größte Ausbildung; er ragt bedeutend nach oben und nach hinten vor.

In Fig. 10 i sehen wir den Embryo bedeutend länger geworden. Der Dotter ist bis auf einen kleinen Bezirk umwachsen; doch sei bemerkt, daß der Umwachsungsprozeß des Dotters so stark variiert, daß er sich in keiner Weise zur Charakterisierung von Stadien eignet. Auf diesem Stadium tritt zuerst das Bestreben der Embryonalanlage hervor, sich aus der Fläche zu erheben und sich ventral zusammenzuschließen. Dadurch gelangen die Anlagen der Kiemenbogen, die Anlage des Gehörbläschens und die Urwirbelzone, welche noch auf dem vergangenen Stadium in der Fläche ausgebreitet lagen, an die Seite des jetzt bedeutend höheren Centralnervensystems. Diese ventrale Zusammenschiebung ist im Kopfgebiet am stärksten ausgebildet.

An dem Hinterhirnteile ist eine deutliche Trennung der Hinterhirnanlage von den seitlich gelegenen Organen durch seichte Rinnen zu erkennen. Der Hyoïdwulst und der 3. Visceralbogen erscheinen als halbkugelige, dem Kopfe seitlich ansitzende Hervorragungen und sind auch gegen die Keimscheibe durch ventrale Einkerbungen abgegrenzt. Das flache Grübchen zwischen den beiden Wülsten ist die Anlage der 1. Kiemenspalte.

Das Gehörbläschen liegt noch größtenteils oberhalb des Hyoïdwulstes. Bei der Ansicht von oben kann man die Höhlung in demselben erkennen.

Die Grenze von Nachhirn und Rückenmark ist noch nicht zu bestimmen. Das Rückenmark wird bis zur Mitte der Rumpflänge (etwa zu der Gegend des 12. Urwirbels) immer schmaler, nimmt dann nach dem Knopfe hin wieder an Breite zu und geht schließlich in denselben über. Im Gebiete des Mittel- und Hinterhirnes und im cranialen Teile des Rückenmarkes sehen wir in der Medianlinie eine dunkle Linie auftreten, diese Linie ist der erste Ausdruck des in Entstehung begriffenen Centralkanales. In der Urwirbelzone sind 18 deutlich abgegrenzte Urwirbelpaare zu zählen. Hinter den Kiemenbogenanlagen liegt ein nach hinten urwirbelartig begrenztes Stück, welches mehr als doppelt so lang ist als ein Urwirbel.

Der Embryonalsaum ist im ganzen Bereich der Embryonalanlage auf eine schmale Zone reduziert.

In der Fig. 10 k sehen wir, daß der Dotter bis auf ein kleines Loch umwachsen ist, doch können wir wegen der sehr großen Variabilität, welche in der Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm besteht, nicht etwa von einem Stadium des Dotterlochschlusses sprechen. Die Zahl der Somitenpaare beträgt 28. Die Erhebung der Embryonalanlage aus der flächenhaften Ausbreitung ist auch im Bereich der 1. Urwirbel deutlich geworden. Auch der Kieferwulst erscheint jetzt als eine deutlich abgegrenzte Hervorragung. Das Gehörbläschen liegt zum größten Teil dorsal von der 1. Kiemenspalte. Von der Mitte des Kieferwulstes an erscheint seitlich neben dem Hyoïdwulst und der Kiemenbogenanlage bis zum 3. Urwirbel hin die Pericardialhöhle als eine hellere, seitlich von einer flachen Bogenlinie begrenzte Stelle. Die Größe der Urwirbel

untereinander ist verschieden; die vorderen Urwirbel sind größer in Bezug auf den cranio-caudalen Durchmesser als die weiter hinten gelegenen. Die Urwirbelhöhlen erscheinen hier zum ersten Male als dunklere, den Urwirbelgrenzen parallele Linien im Inneren jedes Urwirbels, was bei Profilbetrachtung besonders deutlich hervortritt.

Das Dotterloch ist eben eine noch nadelspitzgroße Oeffnung. Das hintere Ende des Embryos (der Knopf) beginnt sich durch seitliche Furchen der Dotterhaut abzugrenzen.

Bei dem Embryo, welchen Fig. 10 l darstellt, ist das Dotterloch vollkommen verschwunden. Das hintere Ende der Embryonalanlage fängt an sich von der Dotterhaut frei zu machen, indem es einmal in die Länge wächst, und indem durch die Vertiefung der seitlichen Furchen auch hier die ventrale Vereinigung der vorher in die Fläche ausgebreiteten Seitenteile erstrebt wird. Doch ragt das caudale Ende des Embryos noch nicht frei über den Dotter hinaus.

Was nun die Differenzierung der einzelnen Organe anbetrifft, so liegen die Augenblasen zu zwei Dritteln über dem Niveau der Dotterhaut und zeigen in der Gegend der Linsenanlage eine verhältnismäßig große rundliche Vertiefung. — Die Mittelhirnanlage sowie der Kieferbogen sind bedeutend verbreitert. — Am Hinterhirn tritt auf diesem Stadium eine nach kurzer Zeit wieder verschwindende Teilung in 5 deutlich voneinander durch quere Furchen abgegrenzte und hintereinander gelegene gleich große Stücke auf. — Der Centralkanal zeigt an der Mittelhirngrenze einen linken und rechten queren Ausläufer.

Das Gehörbläschen liegt nunmehr vollständig über der 1. Kiemenspalte.

Im Bereiche der Hinterhirn- und Nachhirnanlage hat sich das Dach des Rautenhirnes als ein dünnes, durchsichtiges Häutchen erhoben, durch welches die darunter liegenden Teile mit großer Deutlichkeit erkannt werden können.

Die Pericardialhöhle, welche auf den vorhergehenden Stadien zuerst auftrat, hat sich nach der Seite hin weiter ausgedehnt und ist blasiger geworden.

Die Zahl der Ursegmentpaare beträgt 33. Die Größenunterschiede zwischen den vorderen und hinteren Ursegmenten sind in die Augen fallend. An den mittleren 6—30 ist schon eine Sonderung in dorsale und ventrale Abschnitte eingetreten.

Der Vornierengang ist in der Tiefe zu erkennen, namentlich bei Betrachtung der Embryonalanlage von der Seite her.

Bei dem in Fig. 10 m dargestellten Embryo fällt im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium vor allem die beträchtliche Größenzunahme des Kopfes auf. Dieselbe ist in erster Linie bedingt durch die Ausbildung der Hirnhöhlen, welche auf dem vorigen Stadium nur in Gestalt enger Spalten vorhanden waren. Am deutlichsten ist diese Erscheinung am Hinterhirn. Die Seitenhälften des Hinterhirnes haben sich gewissermaßen wie Blätter eines Buches auseinandergeklappt und bilden nunmehr den Boden des 4. Ventrikels, ihre auseinandergewichenen dorsalen Kanten werden durch das dünne, durchsichtige Dach des 4. Ventrikels mit einander verbunden. Dieses Auseinanderweichen erstreckt sich auch noch auf das Nachhirn, so daß Hinterhirn und Nachhirn jetzt als Rautenhirn (His) bezeichnet werden können, doch werden beide Abschnitte durch eine transversal verlaufende Furche gegen einander abgegrenzt. Die

Bodenplatten des Hinterhirnes beschreiben außerdem noch einen flachen Bogen, unter dessen höchster Stelle das Gehörbläschen liegt.

Auch das Mittelhirn hat eine bedeutende Verbreiterung erfahren, namentlich in seinem hinteren Teile. Es erscheint bei Oberansicht in Gestalt zweier birnförmiger Körper, welche mit ihrem breiten Ende nach hinten gerichtet sind, indes die dünneren vorderen Enden ohne Grenze in das zwischen den Augenanlagen befindliche Vorderhirn übergehen. Die Volumenzunahme erfolgt hier nicht so sehr durch eine beträchtliche Ausbildung der Hirnhöhle wie beim Hinterhirn, als vielmehr in der Zellvermehrung der Wände dieses Hirnabschnittes.

Die Grenze zwischen Mittelhirn und Hinterhirn wird von einer tiefen Furche gebildet, der Kleinhirn-Mittelhirnfurche, hinter welcher sich die vordere Wand des Rautenhirnes befindet.

Außer diesen Volumensänderungen der einzelnen Hirnabschnitte ist die veränderte Lage derselben zu den benachbarten Organen hervorzuheben. Die Kleinhirn-Mittelhirngrenze liegt in der Höhe des 1. Visceralbogens, woraus sich ergiebt, daß eine Verschiebung des Mittel- und Hinterhirnes nach vorn stattgefunden hat, welche ziemlich beträchtlich ist, da ja auch die Kiemenbogenanlagen nach vorn wachsen. Von den Visceralbogen ist der 4. gebildet; der 5. beginnt sich von der ungegliederten Mesodermmasse zwischen 1. Urwirbel und der zuletzt gebildeten Kiemenbogenanlage abzugliedern.

Das Gehörbläschen liegt über der 3. und 4. Kiemenbogenanlage.

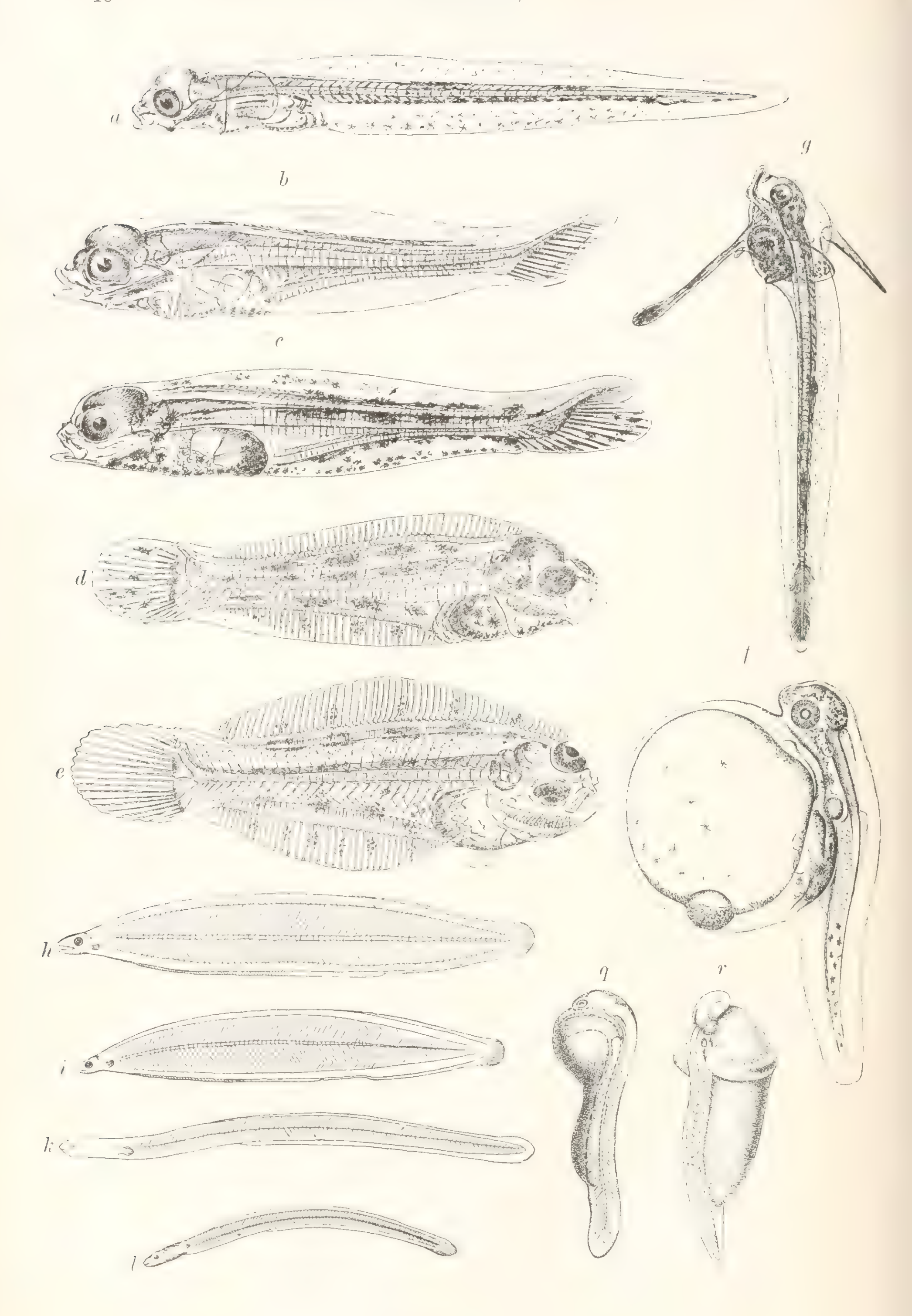
Der Rumpf hat dadurch bedeutend an Länge zugenommen, daß das hintere Körperende ein beträchtliches Stück frei über den Dottersack hervorragt. In der Mittellinie des Rumpfes verläuft dorsal und ventral der einheitliche Flossensaum, welcher, an der Mittelhirn-Nachhirngrenze beginnend, bis zur Schwanzspitze verläuft und sich um dieselbe herum auf die ventrale Seite begiebt, um dort mit dem etwas höheren ventralen Flossensaum zusammenzutreffen. Letzterer ist am Dottersack noch mit breiter Fläche ungefähr in der Höhe des 37. Ursegmentes befestigt, verschmälert sich aber nach hinten sehr schnell und wird zu einer dünnen, in der Medianlinie befindlichen Lamelle.

Die Zahl der Ursegmente beträgt 47. Der Abstand der letzten äußerlich noch sichtbaren Ursegmente vom hinteren Ende des Embryos ist gleich der Breite von 11 Ursegmenten. Das hintere Ende des Rumpfes ist knopfartig verbreitert, wird aber nach vorn wieder schmaler.

Mitunter erscheint schon in diesem Stadium auch die Anlage der vorderen Extremität als ein flaches, längliches Hügelchen seitlich und annähernd parallel dem Rumpfe in der Höhe der 6 ersten Ursegmente. Die Ausbreitung des Coeloms läßt sich caudal bis zur Mitte des Rumpfes verfolgen, seine caudale Abgrenzung ist undeutlich.

In Fig. 10 n sehen wir jederseits in der Höhe des 1. Ursegmentes einen nach vorn hin scharf begrenzten hellen Streifen auftreten, welcher, vom Embryo ausgehend, sich auf dem Dottersack verliert — die Anlage der linken und rechten Dottersackvene.

Die Vergrößerung der Hirnhöhlen ist weiter fortgeschritten; so sind jetzt auch die Seitenteile des Mittelhirnes seitlich umgeklappt, und es ist so auch hier ein geräumiger Ventrikel entstanden. Am Boden des 4. Ventrikels tritt die Gliederung in 5 gleich große Stücke hervor. Die vordere Wand des 4. Ventrikels, welche steil abfällt, hat sich verdickt, es ist die Kleinhirnanlage.


a
b
c
d
e
g
f
h
i
k
l
q
r



Erklärung der Figur 11. Teleostier (b).

Fig. a—e. Pleuronectes Americanus Walb. nach Agassiz (A. L. III_4, 1878). Vergr. a 25:1, b und c 12,5:1, d 10:1, e 4,5:1. — Fig. f. Lophius Piscatorius nach Agassiz u. Whitman (A. L. III_4, 1885) etwa 25:1. — Fig. g. Lophius Piscatorius nach Agassiz (A. L. III_4, 1882), etwa 20:1. — Fig. h—l. Die Metamorphose von Leptocephalus brevirostris in Aal (Anguilla vulgaris) nach Grassi (1896), 1:1. — Fig. m—q. Cyprinus Blicca (nach K. E. v. Baer (A. L. III_4, 1835), 15:1. — Fig. r. Ein Embryo von Rhodeus amarus nach Olt (A. L. III_4, 1893).

Die Augenanlagen sind fast vollständig über das Niveau des Dottersackes erhoben. Die Anlage der vorderen Extremität ist deutlich zu sehen. Die Kiemenbogenanlagen sind schräg nach vorn und ventral gewachsen, so daß die Kiemenspalten in schräger Richtung von hinten, oben, außen nach unten, vorn, medial verlaufen.

Die weitere Entwickelung der Forelle verläuft im Prinzip ganz entsprechend, wie die Entwickelung von Lepidosteus und Amia. Der verhältnismäßig große Dottersack macht sich in der Konfiguration des Embryos eine Zeitlang stark geltend. Eine Abbildung des nahe verwandten Salmo salar var. sebajo (nach Ryder 1885) giebt davon eine Vorstellung (Fig 10 o). Im einzelnen ist die Ausgestaltung der definitiven Körperform, auch abgesehen von dem sehr wechselnden Dottergehalt, entsprechend der so sehr verschieden gestalteten Knochenfische eine sehr verschiedene. Bemerkenswert ist, daß aber auch die Embryonen der Pleuronectiden, (Fig. 11 a—e), noch zur Zeit, wenn sie das Ei verlassen, durchaus symmetrisch gebaute Fischchen sind, deren Augen rechts und links im Kopfe stehen. Erst allmählich findet eine Ueberwanderung des einen Auges auf die andere Seite statt, und zwar bald die des rechten, bald die des linken: das ist bei verschiedenen Arten verschieden. Ebenso bildet sich auch die platte Gestalt dieser Fische erst sekundär aus. Wie sich die abenteuerliche Gestalt des Lophius piscatorius (Fig. 11 f, g) herausbildet, mag man an den hier nach Alex. Agassiz (A. L. III_4, 1882) wiedergegebenen Bildern verfolgen. Auch die lange dunkle Entwickelungsgeschichte des Aales ist jetzt im wesentlichen durch Grassi und Calandruccio (1896) klargestellt. Ein kleiner, durchsichtiger, platter, dem Aale also in keiner Beziehung gleichender Fisch, Leptocephalus brevirostris, macht eine Metamorphose durch und wird zum Aal (Anguilla vulgaris) (Fig. 11 h—l). Andere Leptocephali verwandeln sich in andere Aale. Wie sich aus dem sehr kleinen Ei von Cyprinus Blicca der Embryo entwickelt, hat K. E. v. Baer verfolgt; man mag das Wesentlichste hier aus den Fig. 11 m—q ersehen; besonders auffällig ist die frühe Umwachsung und die in späteren Stadien (Fig. 11 q) weit craniale Lage des Dotters. Im einzelnen kann hier auf die Formausgestaltung der verschiedenen Knochenfische unmöglich eingegangen werden; derjenige, den diese Vorgänge interessieren, findet ein reiches Material in den Arbeiten von Vogt, Kupffer, Agassiz, Mac. Intosh, Agassiz und Whitman, Ryder, Holt, Budgett und anderen niedergelegt.

Hier sei zum Schluß nur noch in Anlehnung an eine Abbildung (Fig. 11 r) der eigentümlichen Ausbildung eines Haftorganes gedacht,

das sich am Dottersack von Rhodeus amarus ausbildet. Rhodeus legt seine Eier in die Kiemen verschiedener Muscheln, besonders Unioarten, ab, und hier machen die Fische im wesentlichen ihre Entwickelung durch. Damit nun der Wasserstrom die Embryonen nicht vorzeitig aus ihrem vorteilhaften Sitze herausspült, bildet sich am Dottersack ein Organ aus, welches die Tierchen befestigt. Olt (1893) spricht von einem Dottergürtel und den Ankerorganen des Dotters und sagt: „Die Ankerfortsätze des Dotters graben sich so scharf in die Kieme ein, daß eine Bewegung des Embryos in seiner Längs- und Querachse geradezu unmöglich ist.“ „Die Ankerhöcker sind etwas nach hinten gerichtet und spreizen sich divergierend gegen die Wände der Lagerstätte, in welch letztere sie förmlich einwachsen.“ Mit der fortschreitenden Resorption des Dotters schwinden natürlich diese Haftvorrichtungen, und das Fischchen gewinnt im geeigneten Momente seine Freiheit.

6. Die Dipnoer.

Von den Dipnoern ist bis dahin die Entwickelung von Ceratodus und Lepidosiren untersucht worden. Die äußere Formausgestaltung von Ceratodus ist in einer großen Reihe prächtiger Bilder von Semon (A. L. III_6, 1893), die von Lepidosiren in ebenso trefflicher Weise von Kerr (A. L. III_6, 1900) dargestellt worden. Die hier gegebenen Bilder sind Kopien nach Semon und Kerr, denen ich natürlich auch in der Beschreibung folge[1]).

1. Ceratodus. Fig. 12 a und a_1 stellen denselben Embryo von Ceratodus in der Ansicht von der caudalen und der dorsalen Seite dar. Der Blastoporus schickt sich bei diesem Embryo zum Schlusse an, er ist spaltförmig, seine Ränder sind gewulstet, und vor der dorsalen Lippe des Blastoporus erkennen wir eine eben angedeutete Rinne. Die Figg. 12 b und b_1 geben die entsprechenden Ansichten eines Embryos, bei dem sich neben dieser Rinne die Medullarwülste erhoben haben. Cranial gehen dieselben ineinander über, caudal schicken sie sich an, das Gebiet des Urmundes zu umgreifen. In der Mitte des Feldes zwischen den Medullarwülsten erkennen wir eine flache, schmale Rinne, deren Grund als leicht gezackte Naht erscheint. Diese Naht setzt sich bis zu dem die Medullarwülste cranial verbindenden queren Verbindungswulste fort. Semon faßte sie ursprünglich als Urmundnaht auf, doch hat er diese Deutung jetzt aufgegeben. — In Fig. 12 c und c_1 hat sich die Anlage der Medullarrinne gestreckt und verschmälert, die Gehirnverbreiterung ist deutlich, doch sind die Medullarwülste noch weit vom Schlusse entfernt, und die Naht am Boden der Medullarrinne tritt sehr deutlich hervor. In den Figg. 12 d, d_1, d_2 legen sich die Medullarwülste aneinander und beginnen in der Mitte miteinander zu verlöten, im übrigen erfolgt diese Verbindung nach Semon in cranio-caudaler Richtung und zwar ziemlich rasch. Noch während dieser Prozeß sich vollzieht, beginnen sich die vorderen Abschnitte der Medullarwandung

1) Dazu sind, nachdem dieses Kapitel bereits abgeschlossen war, auch Untersuchungen über Protopterus gekommen. Budgett erbeutete Eier und Embryonen, die er (1901) und Kerr (1901) bearbeiteten. Die Entwickelung von Protopterus ist der von Lepidosiren außerordentlich ähnlich; auch Protopterus hat wie Lepidosiren einen Haftapparat.

blasenartig aufzublähen, auch erscheinen die Ursegmente. Der Urmund ist von den Medullarwülsten vollständig umwachsen, und die Medullarwülste und die Ursegmentregion erheben sich besonders im cranialen Bezirke etwas über die Oberfläche des Eies (vgl. Fig. 12 e, e_1, e_2). In den Figg. 12 f und f_1 sehen wir die Medullar- und Ursegmentregion noch stärker abgehoben, die 3 primären Hirnbläschen sind deutlich zu unterscheiden und am 1. Hirnbläschen die Augenblasen. Der Embryo besitzt eine größere Anzahl (über 22) Segmente. In den folgenden Entwickelungsstadien tritt nun die Abhebung des Embryos vom Dotter immer stärker hervor. „Als das Charakteristische", sagt SEMON, „dieser Gestaltveränderung ist der Umstand zu bezeichnen, daß sich hauptsächlich das vordere Drittel vom Dotter abhebt, während die hinteren 2 Drittel auf dem Dotter liegen bleiben und die nahezu kugelige Masse reifenförmig umfassen (vgl. Fig. 12 h und m). In den jüngeren Stadien folgt die Embryonalachse dabei nicht genau dem Meridian der Dotterkugel, sondern zeigt eine leichte Abweichung nach rechts, die Achse liegt dann nicht in einer Ebene, sondern zeigt die Andeutung einer spiraligen Drehung. In etwas älteren Stadien aber ist diese Drehung verschwunden, und die Embryonalachse liegt genau über einem Meridian der Dotterkugel (vgl. Fig. 12 m). In älteren Stadien ist die Dottermasse nicht mehr ganz oder nahezu kugelig, sondern mehr ellipsoidisch; der Embryo zeigt auch dann noch eine deutliche Krümmung seiner Achse gegen die Dottermasse zu." Kurz vor dem in Fig. 12 o wiedergegebenen Stadium vollzieht sich die Streckung der Embryonalachse, und der Dotter springt dann wanstförmig an der Ventralseite des gerade gerichteten Embryos hervor (vgl. Fig. 12 o). Während aller dieser Umgestaltungen hat sich aber das Hinterende des Embryos nur sehr unbedeutend vom Dotter abgehoben. — Was sonst den Dotter anlangt, so sind alle Gewebe der Embryonen bis zu einem Stadium, wie es die Fig. 12 m zeigt, so stark mit Dotter beladen, daß es auch durch künstliche Aufhellungsmittel nicht möglich ist, solche Embryonen durchsichtig zu machen; das gelingt bei etwas älteren Stadien, und schon vor einem Stadium, wie es in Fig. 12 o dargestellt ist, werden die lebenden Embryonen durchsichtig. Immerhin zeigen aber Schnitte, daß auch in diesen Stadien die Gewebe noch ziemlich dotterreich sind. Diese Durchsichtigkeit erhält sich bis zu einem Stadium, wie es Fig. 12 p darstellt, und verschwindet dann infolge der starken Pigmentierung der Haut. Doch kehren wir zu den besonderen Entwickelungsvorgängen zurück und suchen ihr Auftreten in den einzelnen Stadien kurz hervorzuheben.

In Fig. 12 h erkennen wir die erste Andeutung der Visceralspalten und Bogen als seichte, wenig deutliche Furchen und Wülste, es sind hier 2 Visceralfurchen zu erkennen. Im Auge ist die Linsenanlage deutlich und auch die Anlage des Ohrbläschens tritt unmittelbar vor dem 1. Ursegment hervor. Etwas weiter caudal, ventral von der Urwirbelregion, erscheint in der Gestalt eines kleinen Höckers, etwa in der Längenausdehnung von 3 Körpersegmenten, die erste äußere Andeutung der Vorniere. Auch die Nasengruben sind, wie das schon Fig. 12 g zeigt, angelegt, und caudal von ihnen tritt die Anlage einer Mundbucht hervor. Die Umgestaltung von Nase und Mund werde ich im Zusammenhange etwas genauer besprechen und verweise hier darauf, um jetzt zur Schilderung des nächstälteren, hier

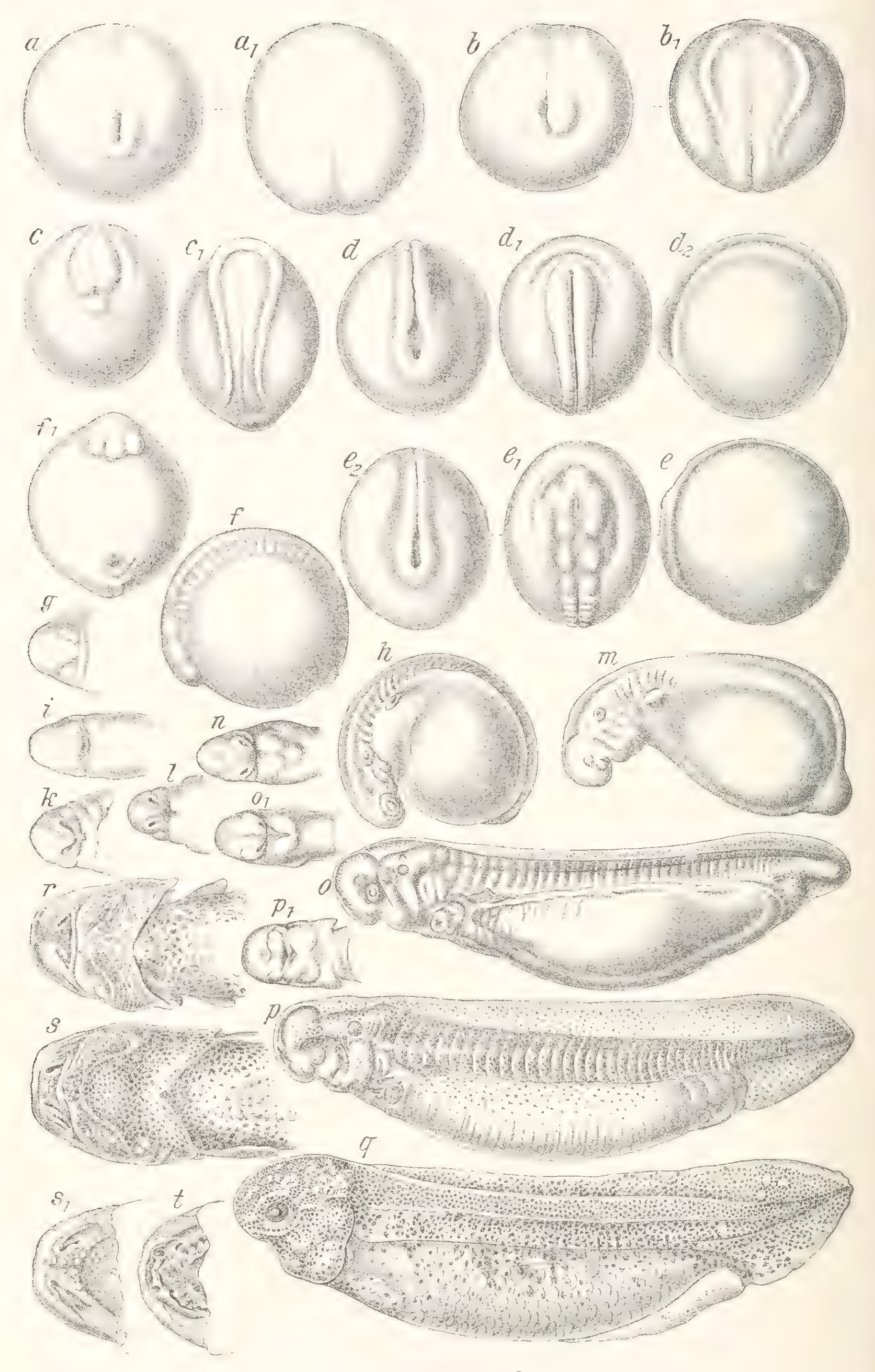


Fig. 12. Ceratodus.

Erklärung der Figur 12. Ceratodus.

Alle Figuren sind nach SEMON (A. L. III$_6$, 1893). Vergr. Fig. a—f, h, m, o—t 7,5:1. Fig. g, i, k, l, n 10:1.

Bemerkung. In Figur o sind die Kontraste im ventralen Körpergebiet zu stark, ebenso treten bei p die Einkerbungen vor der Aftergegend zu stark hervor. Die Figur q hat SEMON in einer späteren Veröffentlichung (Entwickelung der paarigen Flossen von Ceratodus, 1898, S. 80) dahin berichtigt, daß keine Schuppenanlagen vorhanden sind.

künstlich aufgehellt abgebildeten Stadiums (Fig. 12 m) überzugehen. Der Kopf ist bei diesem Embryo sehr viel mehr abgehoben, und auch eine kleine Schwanzknospe ist deutlich. Hinter den stark entwickelten Unterkieferwülsten, welche sich median vereinigt haben, können wir eine Herzanschwellung erkennen. Ueber dem Auge sieht man eine deutliche Anschwellung, welche durch das Ganglion trigemini bewirkt wird. Beim durchsichtig gemachten Embryo wird auch das Ganglion acustico-faciale deutlich. Da sieht man auch, wie die Großhirnhemisphären sich eben vom Zwischenhirn abgliedern und erkennt die Anlage der Epiphyse. Das Gehörbläschen steht noch mit der Außenwelt in Verbindung. In dem Stadium, welches Fig. 12 o darstellt, ist der lebende Embryo durchsichtig, und die Abbildung ist bei durchfallendem Lichte entworfen. Im dorsalen Bereiche des Embryos beginnt Pigment aufzutreten. Der Embryo ist jetzt, wie schon früher hervorgehoben, nicht mehr über die Bauchseite gebogen, sondern vollkommen gestreckt, fast mit einer Hinneigung zu einer Biegung über die Rückenseite. Die Schwanzanlage ist kurz, aber sehr deutlich ausgesprochen. Am Gehirn ist die Kleinhirnanlage aufgetreten. Das Gehörbläschen ist vom Ektoderm abgeschnürt. Am Hyoïdbogen zeigt sich die Opercularfalte angelegt, vor dem Hyoïdbogen liegt natürlich der Mandibularbogen, dahinter „treten die 3 nächsten Bogen deutlich hervor: die noch weiter hinter gelegenen sind erst in Ausbildung begriffen". Von den Kiemenspalten ist keine durchgebrochen, der Durchbruch erfolgt erst, nachdem die Kiemenregion vom Kiemendeckel überwachsen ist. Auf die weitere Ausgestaltung des Herzens und der Vorniere, welche man beim durchsichtigen Embryo erkennt, ist hier nicht einzugehen. Die Ausgestaltung der Riechgruben und der Mundbucht wird gesondert besprochen. In dem eben geschilderten Stadium oder ein wenig später schlüpfen die jungen Ceratodi aus. Man kann den kleinen Fisch nach dem Ausschlüpfen, wie SEMON ausführt, „nicht wohl als eine Larve bezeichnen, da er sich von späteren Stadien, die im wesentlichen die Züge des ausgebildeten Tieres wiedergeben, nur durch die weniger weit fortgeschrittene Ausbildung, nicht aber durch irgend welche besondere Merkmale unterscheidet, die man als larvale bezeichnen könnte". Doch ist das Tier noch ganz unentwickelt. Mund und Kiemenspalten sind noch nicht durchgebrochen, die Kiemenbogen tragen noch keine Kiemen, von den Extremitäten ist keine Spur zu entdecken.

In Fig. 12 p hat die Pigmentierung stark zugenommen und beginnt auch auf die Ventralseite überzugreifen, die unpaare Flosse tritt deutlich hervor. Die Ausbildung der Opercularfalte hat zugenommen, Die erste Andeutung des Seitenorgansystems tritt als ein von Pigment freier Längsstreifen auf, der, hinter dem Operculum beginnend, hier zunächst bis zur Körpermitte reicht.

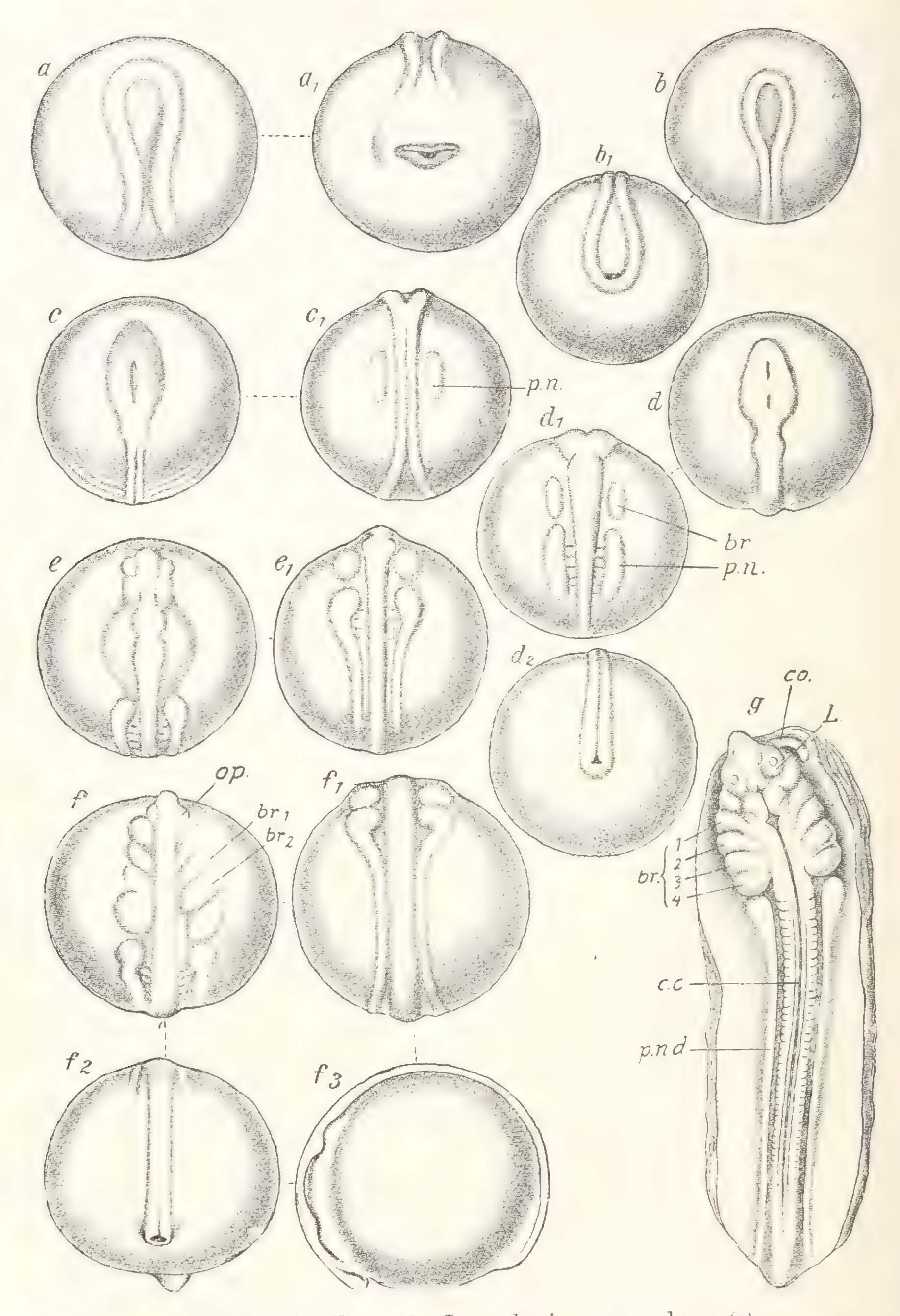
In Fig. 12 q hat die Pigmentierung wiederum stark zugenommen. Schuppenanlagen sind noch nicht vorhanden. Die Opercularfalten haben die Kiemenregion beinahe überwachsen. Die Anlage der vorderen Extremität tritt als ein unbedeutendes Höckerchen auf. Weitere Stadien habe ich im ganzen hier nicht wiedergegeben. Bei einem jungen Fische 4 Wochen nach dem Ausschlüpfen sind Kiemenblättchen auf den Kiemenbogen entstanden und schauen unter dem freien Rande der Opercularfalte etwas hervor, jetzt sind auch die Kiemenspalten durchgebrochen. 6 Wochen nach dem Ausschlüpfen haben die Opercularfalten die Kiemen ganz zugedeckt und beginnen sogar die Basis der vorderen Extremität zu überwachsen. Die vordere Extremität hat schon im großen und ganzen die Form der Ceratodusflosse angenommen. Nicht weit vor dem Anus an der Basis des ventralen Flossensaumes, gerade an der Stelle, wo der Darm sich winklig krümmt und als Enddarm zum After verläuft, erscheint eben als ein unscheinbarer, kleiner Höcker die Anlage der hinteren Extremität. Durch die Bauchwandungen hindurch ist die Anlage der Spiralklappe des Darmes sichtbar. Der Dotter ist vollkommen aufgebraucht, und die Fischchen bedürfen nun Nahrungszufuhr von außen.

Wenden wir uns jetzt noch in zusammenhängender Darstellung der Ausbildung von Nase und Mund zu, welche ich durch Abbildungen möglichst vollständig dargestellt habe. Die erste Andeutung der Riechgruben sehen wir in Fig. 12 g. „Der Mund ist in diesem Stadium noch nicht durchgebrochen, es findet sich aber an der Stelle seines späteren Durchbruches eine tiefe Einbuchtung, die wir als Mundbucht bezeichnen. Von jeder Riechgrube zieht nun zunächst eine schmale Furche schräg abwärts gegen die Mundbucht, und in späteren Stadien (Fig. 12 i) laufen beide Furchen in der Mittellinie zusammen.“ So ergiebt sich dann eine nur leicht gebogene Rinne, welche die beiden Riechgruben miteinander verbindet. „Später vertieft sich die Rinne und nimmt eine mehr winklige Krümmung an (Fig. 12 k). In noch späteren Stadien verstreichen die mittleren Partien der Furche wieder mehr, und es bleiben nur die beiden, von wulstigen Rändern umzogenen Riechgruben übrig, die beide medianwärts gegen die Mundbucht eine seichte Furche entsenden.“ Wie die unpaare Unterkieferanlage aus den paarigen Mandibularbogen hervorgeht, ist ja an den Figuren auch leicht zu verfolgen. In dem Stadium der Fig. 12 p und p_1 erfolgt der Durchbruch des Mundes. „Zwischen den Riechgruben und dem soeben durchgebrochenen Munde in der Tiefe der Mundbucht treten jetzt ein paar plattenförmige Gebilde hervor, die in der Mittellinie zusammenstoßen. Die weitere Entwickelung lehrt, daß aus ihnen die Decke der Mundhöhle wird und auf ihnen die sog. Vomer- und Pterygopalatinalzähne entstehen.“ Semon giebt diesen Gebilden den indifferenten Namen Munddachplatten, er trägt Bedenken, sie als Oberkieferfortsätze zu bezeichnen, „da man doch bei Fischen von einem Oberkiefer im Sinne des Oberkiefers der höheren Wirbeltiere nicht reden darf. Die Zähne, die später auf diesen Bildungen auftreten (Fig. 12 s_1, t) liegen medial von den inneren Nasenlöchern, und es kann leicht zu Mißverständnissen führen, wenn man sie als Oberkieferzähne bezeichnet“. — Bis zu einem Stadium, wie es Fig. 12 p und p_1 darstellt, bildet die Mundbucht eine an den Seiten offene Einsenkung. In dem Stadium der Fig. 12 q sieht man eine seitliche Abgrenzung durch Ausbildung je eines von der Riechgrube zum unteren Mundrande ziehenden Saumes

erzielt (vgl. auch Fig. 12 r). Indem nun der untere Mundrand seitlich an Ausdehnung gewinnt, der Abstand zwischen den Riechgruben sich aber nicht ändert, verläuft jener Saum nicht mehr genau abwärts, sondern er läuft von vorn innen nach hinten außen. Die Furche, welche in früheren Stadien (vgl. Fig. 12 g—n) von jeder Riechgrube medianwärts gegen die Mundbucht herabzog, erhält dadurch, daß sie an der Innenseite jenes Saumes liegt und im Laufe der Entwickelung seinem Lagewechsel folgt, zunächst einen geraden Verlauf; später verläuft auch sie schräg von vorn innen nach hinten außen (Fig. 12 r, s). In Fig. 12 s_1 bemerkt man, daß die Ränder der Furche in deren mittleren Abschnitten sich gegeneinander einrollen; in Fig. 12 t sehen wir sie verwachsen. Aus der Furche ist jetzt ein Rohr geworden, das sich nach vorn und hinten öffnet. Die vorderen Oeffnungen bezeichnet man als die vorderen oder äußeren, die hinteren als die hinteren oder inneren Nasenlöcher. Die paarigen Munddachplatten (sog. Oberkieferfortsätze) vom Stadium der Fig. 12 p sind im Stadium der Fig. 12 q verwachsen. Es erheben sich jetzt auf ihnen warzenähnliche Vorragungen, die Anlagen der Zähne (Fig. 12 r, s). Klappt man den Unterkiefer zurück, so sieht man das auf Fig. 12 s_1 dargestellte Bild. Zunächst liegen vorn, rechts und links von der Mittellinie, ein paar warzenförmige Hervorragungen: die Anlagen der Vomerzähne. Dahinter folgt in einigen Abständen die Anlage der Pterygopalatinalzähne. Es finden sich jederseits 6 getrennte Höckeranlagen, die auf der Munddecke in Form eines nach vorn konvexen Bogens aufgestellt sind. Auf dem in Fig. 12 t dargestellten Stadium hat die basale Verschmelzung der je 6 Höcker zu einer einheitlichen Zahnplatte begonnen; die 6 Spitzen aber sind frei geblieben; aus ihnen werden die 6 Zacken der Zahnplatten. „Als oberen Mundrand" (nicht sehr passend auch Oberlippe genannt) haben wir nach Semon „bei den Dipnoern eine gekrümmte Linie zu setzen, deren Kuppe durch die vordere Grenze der Vomerzähne bezeichnet wird. Der obere Mundrand fällt entwickelungsgeschichtlich ungefähr mit der vorderen Grenze der Munddachplatten (sog. ‚Oberkieferfortsätze') zusammen. Die äußeren Nasenlöcher liegen vor, die inneren hinter jener Linie."

Fassen wir noch einmal allgemein zusammen, so sehen wir, daß Ceratodus sich abwärts in seiner Entwickelung am nächsten an die Petromyzonten anschließt, aufwärts, und zwar noch enger, wie wir sehen werden, aber an die Amphibien. Besonders bemerkenswert ist noch die Abwesenheit larvaler (sog. äußerer) Kiemen und eines Saugapparates. Auf keinem Stadium der Ceratodusentwickelung findet sich eine Spur dieser Bildungen. Es ist dies um so auffallender, als wir äußere Kiemen und solch einen Saugapparat in schöner Ausbildung bei den Embryonen und Larven von Lepidosiren finden, zu denen wir uns jetzt wenden.

2. Lepidosiren. Auch die Entwickelung von Lepidosiren ist, wie schon erwähnt, soeben durch die Arbeit von J. Graham Kerr (A. L. III_6, 1900) bekannt geworden. Wenn auch alles in allem die Entwickelung von Lepidosiren der von Ceratodus sehr gleicht, so hat sie doch auch bemerkenswerte Unterschiede aufzuweisen. Ich hebe hier hervor, daß der Embryo von Lepidosiren sich in anderer Weise vom Dotter abhebt, als der von Ceratodus; bei Lepidosiren wird zunächst der Schwanz selbständig, bei Ceratodus der Kopf; dann betone ich hier nochmals das Auftreten äußerer Kiemen und des Saugapparates.



Erklärung der Figur 13. **Lepodosiren paradoxa** (a).

Die Figuren sind alle nach KERR (A. L. III_6, 1900) und Vergr. 5 : 1.

br Kiemenbogenplatte. br_1, br_2 u. s. w. 1., 2. u. s. w. Kiemenbogen. *c.c.* Centralkanal des Rückenmarkes (durchscheinend). *co.* Haftorgan-Sauger). *op.* Augenanlage. *p.n.* Vornierenanlage (Pronephros).

Das jüngste Stadium, welches ich in den Figg. 13 a und a_1 von der dorsalen und caudalen Seite gesehen, wiedergebe, zeigt bereits Medullarfalten, welche sich dem Schlusse nähern. Die erste Andeutung des Embryos ist eine leichte Vertiefung vor dem halbmondförmigen Blastoporus. (Die Farbe des Eies ist gleichmäßig strohgelb, da der lachsfarbige Dotter durch das kleinzellige Ektoderm überall umwachsen ist.) Die eben beschriebene Vertiefung wird dann etwas deutlicher und vor ihr und zu ihren Seiten treten die im Vergleich mit Ceratodus sehr niedrigen Medullarfalten auf. Kerr sagt darüber: „The extreme lawness of the medullary folds as compared with those of Ceratodus — in other words, the downgrowth of the rudiment of the central-nervous system into the substance of the embryo rather than its upward growth above the surface is very possibly to be correlated with the enclosure of the egg in a tightly-fitting capsule, as suggested by O. Hertwig in the case of Cyclostomes and Teleosts." Wenn die Medullarfalten deutlicher werden, sind sie, wie in Fig. 13 a, bereits nahezu geschlossen, außer im Gehirnteile des Embryos und hinten, wo sie sich anschicken, den Blastoporus zu umwachsen. Wie das Fig. 13 b abbildet, sollen sich dann nach Kerr die Medullarfalten unmittelbar hinter dem Blastoporus vereinigen.

Beim Schlusse des Centralnervensystems, der im Stadium der Fig. 13 c zustande kommt, bildet sich nur ein rudimentäres Medullarrohr, dessen Lumen bald wieder verschwindet, um später sekundär von neuem aufzutreten. Die Vereinigung der Medullarfalten findet gewöhnlich unmittelbar vor dem Hinterhirngebiet statt (vgl. Fig. 13 c). Dieses erscheint in Fig. 13 c bereits von der übrigen Gehirnanlage abgegrenzt. Nachzutragen ist hier, daß bereits in dem Stadium von Fig. 13 b die Vornieren sich anlegen, man erkennt sie bald als 2 ganz niedrige Erhebungen in der Mitte der Embryonalanlage zu beiden Seiten des Embryos. In Fig. 13 b und b_1 sind sie nicht zu erkennen, dagegen treten sie recht deutlich in Fig. 13 c_1 heraus, wo sie auch bereits etwas weiter entwickelt sind. In Fig. 13 d und d_1 haben noch die seitlichen Teile der Gehirnanlage sich nahezu vereinigt, das Hinterhirn grenzt sich sehr deutlich von dem vorderen Teile des Gehirnes ab. Wir sehen weiter, wie vor der Pronephrosanlage (*p.n.*) jederseits eine leichte Anschwellung auftritt (*br.*), es ist die Anlage der Kiemenbogen. Zwischen Vorniere und Medullarrohr sehen wir Urwirbelanlagen.

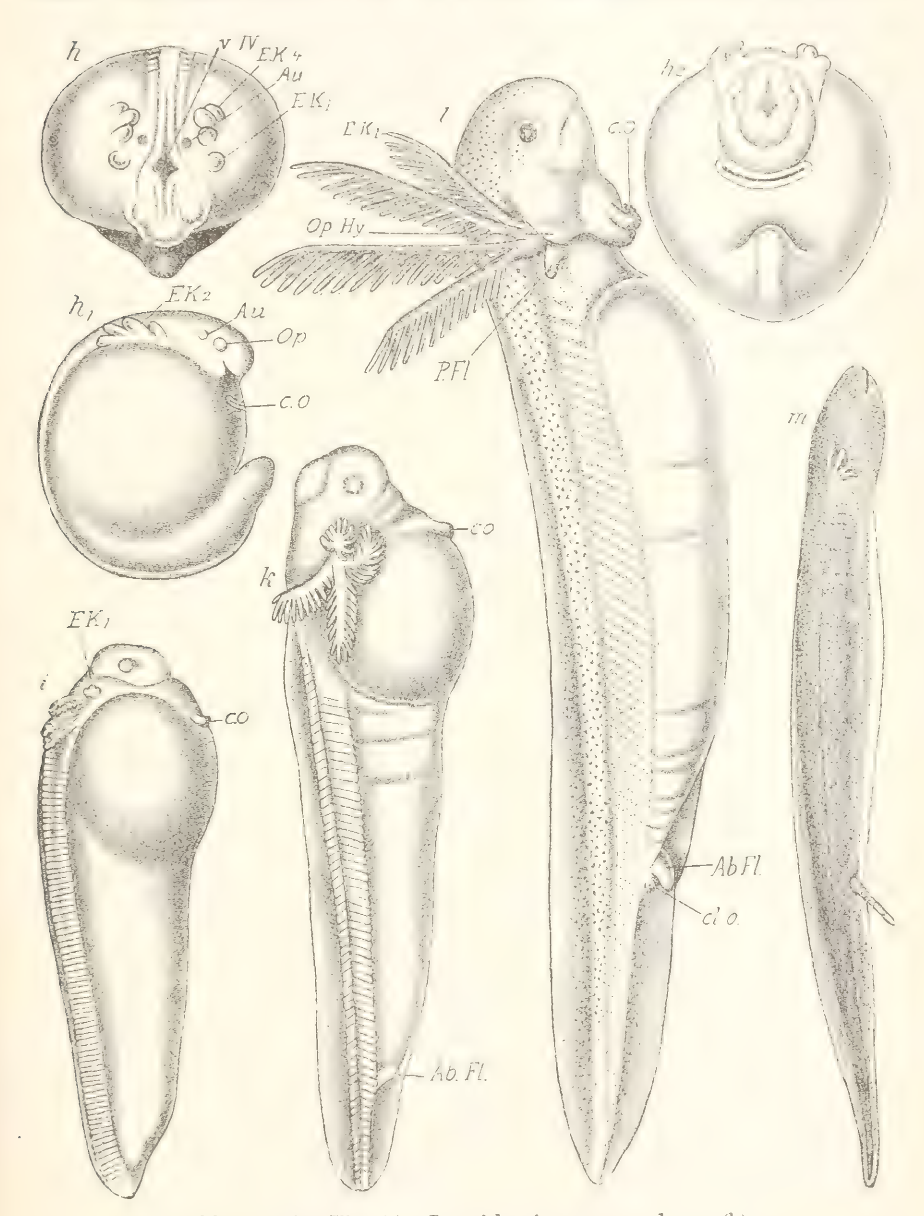
In Fig. 13 e und e_1 sehen wir die Gliederung des Gehirnes vollzogen und die Augenblasen angelegt. Die Vornierengänge haben die Hälfte ihres Weges caudalwärts zurückgelegt, sie bilden ziemlich scharf begrenzte Leisten. Die Anlage der Kiemenregion ist gewachsen, aber noch nicht gegliedert. Die Medullarfalten sind bis auf ein kleines Stück am hinteren Ende geschlossen. Die Kopffalte beginnt sich zu erheben und auch die Schwanzknospe entsteht, ihr Auftreten schildert Kerr in folgender, eigentümlicher Weise: „The neural ridge in front of the blastopore begins to raise itself above the neighbouring egg surface, indicating the beginning of the tail fold. As the tail fold rises up the portion of the medullary folds lying behind the blastopore flatten out and disappear. It may be mentioned at this point that the blastopore becomes the cloacal opening. Of this there can be in Lepidosiren happily no question.

In Fig. 13 f, f_1, f_2, f_3 sind Kopf und Schwanz noch deutlicher abgehoben. Der Embryo umspannt den größten Teil des Eies, wie das

besonders in der Ansicht von der Seite Fig. 13 f_3 zu erkennen ist. Der niedrige Wulst, welcher beiderseits die Kiemenbogenanlage vorbereitete, hat sich in 3 Wülste, die Anlagen des 1. (mandibularen), 2. (hyoïdalen) und der noch nicht getrennten 3. und 4. Kiemenbogen gesondert. Die Gruben zwischen den Wülsten sind die entsprechenden Kiemenfurchen. Die Vorniere ist ausgesprochen kommaförmig gestaltet und die Vornierengänge haben 2 Drittel ihres Weges nach dem caudalen Ende zurückgelegt. Ein wenig älteres Stadium stellt Fig. 13 g dar. Damit man den Embryo mit einem Blicke übersehen kann, ist er vom Dotter abgehoben und flach ausgebreitet. Kopf und Schwanz treten wieder kräftiger hervor. Indem der Wulst hinter dem Hyoïdbogen sich von neuem geteilt hat, sind jetzt beiderseits 4 deutliche Kiemenbogen vorhanden (*br 1, 2, 3, 4*). Durch die Anlage des Rückenmarkes sieht man den sekundär entstandenen Centralkanal durchschimmern, im Gehirngebiet tritt in seiner vorderen Verlängerung der 4. Ventrikel hervor. In den Augen erkennt man die Linsenanlagen. Das Merkwürdigste aber ist eine vor dem Kopfe liegende halbmondförmige Erhebung (*c.o.*), die Anlage eines Saug- oder Haftorganes. Die Ursegmente treten jetzt deutlicher hervor, man kann bei diesem Embryo etwa 49 Paare erkennen, — übrigens variiert die Zahl der Ursegmente bei gleichalterigen Embryonen beträchtlich. Die Vornierengänge haben den Enddarm erreicht und sich in denselben geöffnet — nebenbei sei erwähnt, daß man zwischen dem Entwickelungsgrad des rechten und linken Vornierenganges Variationen finden kann. Die Figg. 14 h, h_1, h_2 stellen einen Embryo dar, wie er etwa 4 Tage vor dem Ausschlüpfen aussieht. Die äußeren Kiemen (*EK.*) sind aufgetreten und stellen auf beiden Seiten 4 vorspringende Knöpfe dar, von denen die 3. und 4. nicht vollständig getrennt sind. Die Anlagen der äußeren Kiemen entsprechen den Anlagen der Kiemenbogen. — Der 4. Ventrikel *v. IV* hat beträchtlich an Ausdehnung gewonnen und jederseits von ihm erkennt man die Anlage des Ohrbläschens (*Au*), das sich zunächst solide angelegt und erst sekundär ausgehöhlt hat. — Auf dem Haft- oder Saugorgan (*c.o.*) ist eine längliche Grube aufgetreten, welche dasselbe in der ganzen Ausdehnung von rechts nach links durchzieht.

Nicht viel später beginnt der Embryo, wenn man ihn unter Salzlösung aus der Eischale herauspräpariert, schwache Bewegungen zu machen. Sehr auffallend ist die starke Entwickelung des Schwanzendes des Embryos, welche jetzt einsetzt. 2 Tage, nachdem man die ersten Bewegungen konstatieren kann, schlüpfen die Embryonen aus. Das caudale Ende des Embryos streckt sich nun und die Embryonen (vgl. Fig. 14 i, k) sehen auf den ersten Blick den Kaulquappen der Anuren recht ähnlich, doch ist diese Aehnlichkeit immerhin nur eine oberflächliche, da die Kaulquappe einen richtigen differenzierten Schwanz hat, der hinter dem After liegt und dem der Darm fehlt, während dem Kaulquappenschwanz hier das ganze hintere Körperende ähnelt und der After ganz weit caudal zu liegen kommt (Fig. 14 l, *cl.o.*). Zur Zeit des Ausschlüpfens ist die Larve von lachsgelber Farbe, ohne eine Spur von schwarzem Pigment. Die Kloakenöffnung, der alte Blastoporus, schließt sich zur Zeit des Ausschlüpfens und bleibt die ersten beiden Wochen des Larvenlebens etwa geschlossen, dann erst entsteht die definitive Kloakenöffnung, durch welche Darm- und Vornierengänge nach außen münden. Fig. 14 k stellt eine 12—15 Tage alte Larve dar; um diese Zeit erscheint schwarzes Pigment, und zwar zunächst in der Retina,

dann in der dorsalen Seite des Kopfes und im vorderen Körperbereich. Die Anlage des Mundes ist inzwischen aufgetreten und die unpaare Flosse ist entstanden. Die äußeren Kiemen haben sich, wie die Fig. 14 k zeigt, mächtig entwickelt: auch die Anlage der Opercularfalte des Hyoïd-



Erklärung der Fig. 14. **Lepidosiren paradoxa** (b).

Alle Figuren nach KERR (A. L. III_6, 1900). Vergr. Fig. h—l 5 : 1; m 2,5 : 1. *Ab.Fl.* Bauchflosse (Abdominalflosse). *Au* Anlage des Ohrbläschens. *cl.o.* Kloakenöffnung. *c.o.* Haft- oder Saugorgan. *E.K*$_1$, *E.K*$_2$ 1., 2. u. s. w. äußere Kieme. *Op. Hy* Opercularfortsatz des Hyoïd. *P.Fl* Brustflosse. *v.IV* 4. Ventrikel.

bogens ist aufgetreten, wird aber in der Figur durch die Kiemen verdeckt; sie entsteht als eine kleine Erhebung kurz hinter der 4. äußeren Kieme. Die Abdominalflosse ist eben kenntlich (*Ab.Fl.*). Die in Fig. 14 l abgebildete Larve ist 25 Tage nach dem Ausschlüpfen getötet; sie zeigt, daß ein lebhaftes Längenwachstum stattgefunden hat. Auch gewinnt die Larve mehr und mehr die Herrschaft über den Dotter, der den vorderen Teil des Darmes nicht mehr so unförmlich vorwölbt als in Fig. 14 i. Man erkennt von außen im Darmgebiet sehr gut die Anlage der Spiralfalte. Das Hautpigment hat sich vermehrt; es breitet sich auch nach der ventralen Seite aus und hält mit den ventral vorwachsenden Myotomen Schritt; es ist dort in Bändern angeordnet, welche den Myotomen entsprechen. Die äußeren Kiemen sind mächtig gewachsen und können willkürlich bewegt werden. Die Opercularfalte des Hyoïdbogens ist gut entwickelt. Die Kiemenspalten sind noch geschlossen, doch ist der Mund im Begriffe durchzubrechen und die Kloake ist wieder offen. Das Haftorgan ist stark entwickelt. Die Extremitäten sind gewachsen und nehmen eine abgeplattete Gestalt an. Sie haben inzwischen eine interessante Drehung durchgemacht. Kerr sagt darüber: „The fore limb is increasing in size, and, as it does so, its base of attachment is undergoing a rotation, so that the main axis of the limb is assuming a backward, instead of an upward, direction — what was the anterior face of the rudiment becoming the upper edge of the limb. Auch die abdominale Flosse macht eine Drehung durch. „Whereas the anterior limb appeared first as a papilla looking upwards, the posterior limb papilla is situated on a surface looking outwards and downwards. In accordance with this the rotation of the attachment of the limb, in order to bring about a backward direction of its long axis, is in the opposite direction to what occurred in the case of the fore limb, and is such as to cause the originally posterior surface to become dorsal, the originally anterior surface becoming ventral". Dementsprechend kann man auch bei der lebenden Larve beobachten, wie das zuführende Gefäß in der Brustflosse dorsal, in der Abdominalflosse ventral liegt. — Nach einem Monat etwa beginnen die Larven Luft zu atmen und die Kiemenspalten brechen durch. Etwa 6 Wochen nach dem Ausschlüpfen machen die Larven schnell verlaufende Veränderungen durch, welche man als Metamorphose bezeichnen kann. Solch eine Larve zur Zeit der Metamorphose zeigt uns Fig. 14 m. Die Larven haben um diese Zeit eine Länge von 40—50 mm. Der Blutkreislauf beginnt in den äußeren Kiemen zu stocken, sie verfärben sich, ein Teil von ihnen fällt ab und, was nicht abfällt, bildet sich rasch zurück. Es bleiben nur kurze Stümpfe übrig, die an die Verhältnisse bei Protopterus erinnern, wo ähnliche Spuren der Kiemen sich noch lange finden. Das Pigment wird viel dichter und hat nahezu die ventrale Mittellinie erreicht, die Gestalt ist im allgemeinen aalähnlich. Später treten auf dem dunkelschwarzen Grunde gelbe Flecken auf und die ganze Gestalt wird molchähnlich; hinter dem Kopfe findet sich eine leichte Verjüngung des Körpers, welche einen Hals vortäuscht. Die Abdominalflossen sind auffallend viel länger als die Brustflossen. Die ursprünglich klare und durchsichtige Cornea wird später weißlich wie beim erwachsenen Tiere. 70—90 Tage nach dem Ausschlüpfen beginnen die jungen Tiere Nahrung aufzunehmen. Auf die weiteren Veränderungen der Farbe gehe ich hier nicht ein, davon abgesehen ist mit der Metamorphose die Entwickelung im wesentlichen als abgeschlossen zu betrachten.

7. Die Amphibien.

In der Klasse der Amphibien ist die Entwickelung einer ganzen Reihe von Formen untersucht worden. Wir beginnen hier mit den Gymnophionen, berichten dann über die Bruchstücke, welche wir von der Entwickelung der Peribranchiaten kennen und verweilen bei der eingehender studierten Entwickelung von Salamandriden und Anuren etwas länger.

A. Gymnophionen. Unter den Amphibien haben die Embryonen der Gymnophionen bei weitem die reichsten und klarsten äußeren Körperformen und zugleich zeigen diese Formen sowohl nach abwärts wie nach aufwärts die meisten Anknüpfungspunkte. Ich gehe deshalb hier von den Gymnophionen aus, trotzdem sowohl die ausgewachsenen Tiere sehr abweichende, offenbar sekundär erworbene Charaktere darbieten, als auch die Eier der Gymnophionen unter den Amphibien durch ihren Dotterreichtum auffallen und noch mehr dadurch, daß sie nach den übereinstimmenden Angaben der Gebrüder SARASIN (A. L. III_7, 1887—93) und A. BRAUER (A. L. III_7, 1897) eine meroblastische Furchung haben sollen und somit auch hierin von den Eiern der anderen Amphibien stark abweichen.

Ich selbst bin freilich davon, daß die Gymnophionen eine meroblastische Furchung haben, durchaus noch nicht überzeugt, denn auch nach dem, was die Gebrüder SARASIN und BRAUER an Thatsachen berichten, wäre es sehr wohl möglich, daß die Furchung der von ihnen untersuchten Gymnophionen eine totale wäre und daß eine meroblastische Furchung nur dadurch vorgetäuscht wird, daß die schon abgefurchten großen Dotterzellen nachträglich wieder miteinander verschmelzen [1]). Das kommt bei anderen Amphibien vor, ich verweise hier nur auf Diemyctylus viridescens (JORDAN, A. L. III_7, 1893, Taf. XVII, Figg. 46, 47, 48) und darauf, daß es O. HERTWIG gelungen ist, die in der Norm holoblastischen Froscheier durch Anwendung der Centrifugalkraft zu meroblastischen zu machen. Ja, BRAUER selbst ist von dem meroblastischen Furchungstypus der Gymnophionen nicht allzufest überzeugt. Wir lesen bei ihm (BRAUER, A. L. III_7, 1897, p. 454): „Es wäre die Möglichkeit sogar noch nicht auszuschließen, daß die Furchung überhaupt nicht partiell, sondern total im Anfang verläuft, daß die im Dotter liegenden Zellen nicht erst nachträglich in denselben eingewandert sind, sondern schon bei den ersten Teilungen entstanden sind und später die Zerklüftung nur langsamer und unregelmäßiger verlaufe und hierbei die Abgrenzung der Zellen sich wieder verliere.“ Auch kann ich dafür, daß ich hier die Entwickelung der Gymnophionen an den Anfang stelle und ihr das Hauptgewicht beilege, die Ansicht BRAUER's, des besten Kenners der Gymnophionenentwickelung, anführen. BRAUER hält die Gymnophionen nicht nur für die ältesten Amphibien, sondern glaubt auch (BRAUER, A. L. III_7, 1899, p. 485), „daß es diejenigen Formen sind, welche die Reihe von den Selachiern zu den Amnioten weiterführen, von welcher Reihe die übrigen

1) Alytes, der nach den Gebrüdern SARASIN einen Uebergang von dem holoblastischen Typus der Furchung zu dem meroblastischen bilden soll, furcht sich, wie uns GASSER (A. L. III_7, 1882) berichtet und, wie ich selbst bestätigen kann durchaus nach dem holoblastischen Typus.



Fig. 15. Hypogeophis rostratus.

Erklärung der Figur 15. Hypogeophis rostratus nach BRAUER (A. L. III_7, 1899).

Vergr. Fig. a—o und r 5:1. Fig. p, q, r_1, s, t, u 10:1. Fig. v etwa 2,5:1. Fig. w etwa 1:1.

Anamnier sich mehr oder weniger weit abgezweigt haben, trotzdem die erwachsenen lebenden Formen infolge der eigentümlichen Lebensweise sehr stark, in manchen Punkten sekundär modifiziert sind."

Von den Gymnophionen ist die Entwickelung untersucht bei Ichthyophis glutinosus von P. und F. SARASIN (A. L. III_7, 1887—93) und bei Hypogeophis alternans und Hypogeophis rostratus von A. BRAUER (A. L. III_7, 1897 u. 1899). Im wesentlichen verläuft die Entwickelung bei den 3 untersuchten Formen durchaus gleichartig. Ich lege meiner Darstellung Hypogeophis rostratus zu Grunde und folge möglichst BRAUER's Angaben, dessen Arbeiten ich auch die Abbildungen entnehme. Nur ausnahmsweise ist das Ei mit dem Embryo, meist nur die Embryonalanlage und ihre Umgebung, die Keimscheibe BRAUER's, dargestellt. Noch bevor die ventrale Lippe des Urmundes gebildet ist, beginnt sich vom dorsalen Rande des Urmundes nach vorn ein heller erscheinendes Feld auszubreiten; es hat gewöhnlich die Form eines Rechteckes (Fig. 15 a), dessen vordere Seite abgerundet ist, in anderen Fällen ist es mehr dreieckig. Das helle Feld ist bedingt durch das Vorwachsen der umgeschlagenen Schicht; auf ihm macht sich sehr bald eine anfangs sehr seichte mediane Furche bemerkbar (Fig. 15 a und b). Sie steht im Anfang ihres Auftretens nicht mit dem Blastoporus in Verbindung, sondern ist von ihm durch eine Verdickung der vorderen Lippe getrennt. Diese Furche wird bald tiefer und deutlicher und teilt das helle Feld, das gegen früher in die Länge gewachsen ist, in 2 Hälften, welche, da sie verdickt erscheinen und sich so über die Oberfläche der übrigen Teile der Keimscheibe erheben, sich als 2 Längswülste darstellen. Die Furche ist die Rückenrinne, die seitlich sie begrenzenden Wülste sind die Rückenwülste. Die Rückenwülste gehen anfangs im vorderen wie im hinteren Teile in einander über; bald aber dehnt sich die Rückenrinne über die dorsale Blastoporuslippe aus und tritt so in Verbindung mit dem Blastoporus. Auch nach vorn setzt sie sich bis zum vorderen Rande des hellen Feldes fort und teilt jetzt auch hier die Rückenwülste vollständig von einander (Fig. 15 c). Nachdem dann auch die ventrale Lippe des Blastoporus sich gebildet hat, ist der Dotterpfropf ringsum wohl abgegrenzt. Das helle Feld breitet sich nun noch weiter über die Keimscheibe aus, es erscheint seitlich von den Rückenwülsten und umwächst auch den Blastoporus. Diese Verbreiterung des hellen Feldes ist durch eine weitere Ausdehnung des Einstülpungsvorganges bedingt und zeigt dementsprechend wie dieser selbst viele Variationen. In Fig. 15 d sehen wir, wie die Embryonalanlage wesentlich in die Länge gewachsen ist, auch haben sich die Rückenwülste vorn wieder vereinigt. Der Blastoporus hat sich verengert. In Fig. 15 e ist nur die eigentliche Embryonalanlage wiedergegeben. Hier ist es zur Ausbildung einer deutlichen Medullarplatte gekommen. Ursegmente sind äußerlich nicht zu erkennen, doch sind, wie man bei durchfallendem Lichte bei gefärbtem und durchsichtig gemachtem Keime erkennen kann, 4 Ursegmente angelegt. Es mag hier eingefügt werden, daß nach BRAUER der 4. Urwirbel zuerst entsteht, daß dann die 3 weiter

cranial gelegenen folgen und sich nun erst die weiteren, caudal gelegenen Urwirbel bilden. Im Bereiche des 4. Urwirbels bildet sich das erste, am weitesten cranial gelegene Vornierenkanälchen. — Doch kehren wir zur Medullarplatte von Fig. 15 e zurück, diese beginnt sich an den Rändern aufzufalten, die Medullarrinne ist noch wenig tief, der Blastoporus noch weit offen, seitlich sind seine Ränder stärker verdickt, sie sollen nach Brauer „Schwanzlappen" genannt werden. Am Embryo kann man infolge einer Einschnürung, welche etwa im ersten Drittel gelegen ist, außer dem hintersten, den Blastoporus umgebenden Teile noch zwei weitere Abschnitte unterscheiden, einen vorderen, vorn zugespitzten, und einen mittleren, welcher nach hinten zuerst an-, dann wieder abschwillt. Am Blastoporus kann man infolge der von seinen Seitenwänden vorspringenden Schwanzlappen den vorderen Teil, welcher der Anlage eines Canalis neurentericus entspricht, von einem hinteren Teile, welcher zum After wird, abgrenzen. Wenden wir uns jetzt Fig. 15 f zu, so sehen wir die ganze Embryonalanlage gestreckt, die ersten Ursegmente sind nun auch äußerlich kenntlich. Die weiteren Umbildungen lassen sich leicht aus der Schilderung der Fig. 14 e entnehmen. Hervorgehoben mag noch sein, wie der Embryo hier und auch schon auf jüngeren Stadien von 2 Höfen umgeben erscheint, von einem äußeren, welcher den Embryo vorn in weitem Bogen umschließt, und von einem inneren, weniger breiten, welcher vom hinteren Rande des vorderen Abschnittes aus seitwärts und caudalwärts sich erweitert und dessen seitliche Grenzen hinten mit denen des äußeren Hofes zusammenfallen. Der äußere weite Hof entspricht der Ausdehnung des Urdarmes, der innere dagegen derjenigen des Mesoderms. — In Fig. 15 g sehen wir das Medullarrohr im Grenzgebiete des vorderen und mittleren Abschnittes zum Schlusse gekommen; da die Medullarplatte infolge der Zusammenkrümmung die Segmente nicht mehr soweit seitwärts bedeckt wie früher, erscheinen diese breiter. Die Schwanzlappen sind nahe daran, zum Schwanzwulst zu verschmelzen. Der weitere Verschluß des Medullarrohres erfolgt in der Regel, nachdem er an der Grenze zwischen dem vorderen und mittleren Abschnitt des Embryos begonnen hat, zunächst in der vor dem Blastoporus gelegenen Partie und zuletzt auch in den übrigen Teilen. Wenn wir uns nun zu der Betrachtung von Fig. 15 h wenden, so finden wir hier das Medullarrohr geschlossen und die Schwanzlappen im Begriffe zu verschmelzen. Die 3 Hirnbläschen, Vorder-, Mittel- und Hinterhirnanlage, sind zu erkennen. Ja, am Vorderhirn machen sich schon die Anlagen der Augenbläschen bemerklich. Der Embryo macht Anstalten, sich vorn vom Dotter abzuheben; seitlich vom Kopfteil erhebt sich jederseits ein Wulst, der caudal durch eine Einsenkung begrenzt wird. Dieser Wulst bezeichnet die Anlage des Mandibularbogens; die Einsenkung entspricht der Stelle, wo die 1. Schlundtasche die Epidermis berührt, also der 1. Kiemenfurche.

In Fig. 15 i sehen wir die Augenblasen mehr hervortreten; die Abteilungen des Gehirnes grenzen sich deutlicher gegen einander ab; besonders tritt die caudale Abgrenzung des Mittelhirnes stärker hervor. Die Anlage des Hyoïdbogens ist deutlich geworden und hinter ihm die 2. Kiemenfurche. Mandibular- und Hyoïdbogenanlage liegen dem Dotter noch ziemlich flach auf.

In Fig. 15 k hat die Gliederung des Gehirnes weitere Fortschritte gemacht, besonders die Augenblasen setzen sich besser ab, die Scheitelbeuge tritt auf. Die Abhebung des Kopfes nimmt zu und auch die Schwanzknospe beginnt eben sich ein wenig zu erheben. Dadurch, daß die Nackenbeuge kenntlich wird, ist es jetzt möglich, das Rückenmark gegen das Nachhirn abzugrenzen. Aeußerlich treten 14 Ursegmentpaare hervor; vom 4. Ursegment beginnend, finden wir die Anlagen der Vorniere und des Vornierenkanales, die auch im Oberflächenbilde deutlich zu erkennen sind.

Es ist auch bei dem in Fig. 15 i dargestellten Embryo jederseits am Mittelhirn eine längliche Verdickung nachzuweisen. Sie stellt die Ganglienleiste dar, aus der sich die hintere Portion des Trigeminusganglions entwickelt. Sie imponiert in diesem Stadium noch als eine einfache Verbreiterung der Mittelhirnwand. Erst später grenzt sie sich medial gegen das Mittelhirn ab. Fig. 15 l_1 stellt einen sehr wenig weiter entwickelten Embryo im Profil dar, um zu zeigen, wie sich so die Gliederung des Gehirnes darstellt, wie das Kopfende sich vom Dotter abhebt und Scheitel und Nackenbeuge sich auszubilden beginnen. Die dorsale Ansicht Fig. 15 l erfordert kaum eine besondere Besprechung.

Dagegen sehen wir bei dem in den Figg. 15 m, m_1, m_2 dargestellten Embryo einen wesentlichen Fortschritt in der Körperausgestaltung. Die Augenblasen sind mit ihren Kuppen mehr nach hinten gerichtet; Scheitel- und Nackenbeuge sind stärker ausgesprochen. Das vordere Körperende ist bis zur Herzgegend abgehoben. Auch die Kiemenregion beginnt sich vom Dotter zu erheben. Neben dem Mittelhirn sieht man die Anlage des hinteren Teiles des Trigeminusganglions sich deutlich abgrenzen, über dem Hyoïdbogen erscheint die Anlage des Ohrgrübchens. In Fig. 15 m_1 sieht man, wie zwischen den Augenblasen zwei ganz schwache Vorwölbungen auftreten, welche die Anlagen der Hemisphären anzeigen.

Fig. 15 n zeigt nur den Kopfteil eines etwas älteren Embryos in Profilansicht. Die Abhebung vom Dotter hat Fortschritte gemacht. Vor der schon besprochenen Ganglienanlage, welche nach Brauer dem hinteren Teile der Trigeminusganglionanlage entspricht, erscheint die Anlage des vorderen Teiles des Trigeminusganglions; sie hat sich vom Ektoderm abgespalten und man kann in einem etwas früheren Stadium erkennen, wie sie durch Einstülpung in einer Weise entsteht, welche sehr an die Bildung des Ohrbläschens erinnert.

Hinter dem Hyoïdbogen ist der 1. wirkliche Kiemenbogen aufgetreten. Die Anlagen der Riechgruben sind wohl bereits vorhanden, aber nicht deutlich abgegrenzt. Bei einem älteren Embryo Fig. 15 o sind die Nasengruben deutlich begrenzt. Der Embryo ist auf dem Ei dargestellt und man sieht deutlich, wie die Abhebung des vorderen Teiles des Embryos immer weitere Fortschritte macht. Hinter dem Hyoïdbogen haben wir jetzt 2 deutliche Kiemenbogen und die entsprechenden Furchen. Die Kopfpartie eines gleichen Entwickelungsstadiums bei stärkerer Vergrößerung zeigt Fig. 15 p. Denselben Embryo von vorn gesehen, stellt Fig. 15 p_1 dar; man sieht in die Mundbucht, an deren Begrenzung zwischen den beiden ventralen Enden der Mandibularbogen noch die Herzgegend teilnimmt. Die Riechgrube ist durch einen kleinen Wulst gegen die Mundbucht abgegrenzt.

Fig. 15 q und q_1 zeigen am Mandibularbogen den Oberkieferfortsatz, die Mundbucht wird jetzt unten ganz von den beiden Mandibularbogen begrenzt, welche sich in der Medianlinie vereinigt haben. An den 3 wahren Kiemenbogen sind deutliche Anlagen von äußeren Kiemen. Auch am Mandibular- und Hyoïdbogen erscheinen kleine Knötchen, welche wohl als rudimentäre Kiemen anzusprechen sind. Die ersten 4 Kiementaschen sind durchgebrochen, was ja besonders bei der ersten merkwürdig ist, welche eine Spritzlochanlage darstellt. Als 1. Spalte tritt die zwischen dem Hyoïdbogen und dem 1. Kiemenbogen auf, die zwischen dem 1. und 2., 2. und 3. und zwischen dem 3. und 4. eigentlichen Kiemenbogen gelegenen folgen bald nach. Die Spalte, welche zwischen Mandibular- und Hyoïdbogen liegt, ist nicht so lang wie die übrigen und nur dorsalwärts entwickelt. Sie erhält sich eine ziemliche Zeit. Erwähnt sei noch, daß die 3. Kieme wesentlich später entsteht als die Kiemen am 1. und 2. wirklichen Kiemenbogen. Wie Fig. 15 q_1 zeigt, sind die Riechgruben gegen die Mundbucht sehr deutlich abgegrenzt.

Fig. 15 r zeigt uns wieder ein ganzes Ei. Der Embryo umspannt mit seinem Körper $^3/_4$ desselben. Von der Herzregion hat sich ein beträchtlicher Teil vom Dotter emancipiert, auch sein Schwanzende wird deutlicher. In Fig. 15 r_1 erkennen wir, wie die Abgrenzung der Riechgrube gegen die Mundbucht durch Abflachung des Grenzwalles, welcher beide trennte, geschwunden ist, und es entsteht jetzt eine immer tiefer werdende Rinne, welche die Riechgruben in direkte Kommunikation mit der Mundbucht bringt, die Nasenrachenrinne. Die Bildung der Nasenhöhle des oberen Mundrandes und des Gaumens, welche jetzt einsetzt, soll in dem Abschnitt über das Entstehen der Physiognomie etwas ausführlicher besprochen werden. Hier wenden wir uns gleich zu einem Embryo (Fig. 15 u und u_1), bei welchem die Trennung von Mundbucht und Riechorgan bereits scharf ausgeprägt und die Nasenöffnungen völlig selbständig ausgebildet sind. Bei dem in den Figg. 15 u und u_1 dargestellten Embryo haben sich Kopf- und Schwanzende nicht nur erreicht, sondern der Schwanz beginnt an der rechten Kopfseite des Embryos vorbeizuwachsen. Die Kiemen sind durch sekundäre Sprossen federähnlich geworden und haben bedeutend an Länge zugenommen. Dicht hinter und über dem Gebiete der Kiemenbogen sehen wir in Fig. 15 u, u_1 und u_2 einen kleinen Höcker, den Brauer als Anlage der vorderen Extremität anspricht. Er schwindet bald wieder. Dasselbe gilt von den etwas größeren Höckern am hinteren Körperende (Fig. 15 u), die von Brauer als die Anlagen der hinteren Extremität angesehen werden. Wir erkennen zugleich an dieser Figur, wie weit das Schwanzende des Embryos sich vom Dotter freigemacht hat. In der Fig. 15 u_1 sei noch hervorgehoben, daß auch die Hyoïdbogen sich ventral in der Medianlinie vereinigt haben.

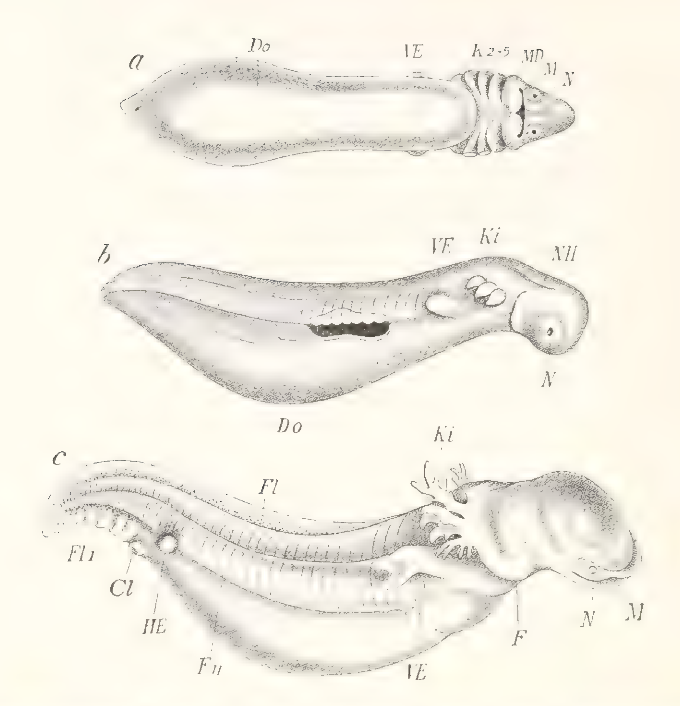
Die Figg. 15 v und w geben eine Vorstellung von der weiteren Ausgestaltung des Tieres zur definitiven Form. Vor allem sollen sie zeigen, in welcher Weise der Dotter schwindet. Ich hebe für Fig. 15 v hervor, wie weit das Kopfende des Embryos vom Dotter abgehoben ist und wie wenig verhältnismäßig das Schwanzende. In Fig. 15 w ist der größte Teil des Dotters verbraucht, die Reste liegen ganz weit caudal. Betont sei weiter, daß die Ringel, welche wir in Fig. 15 v

sehen, sich direkt aus den Ursegmentgrenzen hervorbilden, also der Zahl der Segmente der Tiere entsprechen; wie wir bei Fig. 15 w sehen, treten dann später auf diesen primären Ringeln, vom caudalen Ende beginnend, sekundäre Ringfurchen auf.

Die Entwickelung von Hypogeophis alternans weicht nicht irgend wesentlich von der eben genauer geschilderten von Hypogeophis rostratus ab. Die Unterschiede bestehen nur in der geringeren Größe, in der stärkeren Ausbildung der 2. Kieme und in einer größeren Zahl von deutlichen sekundären Ringeln. Anlagen von Extremitäten hat Brauer hier nicht gefunden.

Etwas mehr, aber alles in allem genommen, immer noch sehr wenig, weicht die Entwickelung von Ichthyophis glutinosus ab. Brauer (A. L. III_7, 1899) sagt darüber: „Ich halte es nicht für zweckmäßig, alle einzelnen, von den Gebrüder Sarasin wiedergegebenen Stadien durchzugehen und mit den meinigen zu vergleichen, schon deshalb, weil die Entwickelung von Hypogeophis zwar im großen und ganzen gleich verläuft, aber in einem wichtigen Punkte sicher von derjenigen von Ichthyophis abweicht, nämlich darin, daß sie bedeutend abgekürzt ist, und deshalb Stadien, wenn sie auch in Bezug auf einige Anlagen gleichweit vorgeschritten erscheinen, in Bezug auf andere zurück und also nicht vergleichbar sind." „Während die Ichthyophislarven noch ein Wasserleben durchmachen, fällt dieses für Hypogeophis ganz fort. Die ganze Entwickelung der letzteren Form verläuft in den Eihüllen und der Embryo nimmt nach dem Verlassen derselben sofort die gleiche Lebensweise wie die erwachsenen Tiere an. Dadurch ist die Entwickelung bedeutend abgekürzt. So erfolgt die Anlage des Visceralapparates, die äußere Segmentierung viel früher als bei Ichthyophis; die Anlagen der Extremitäten, der Tentakel u. a. treten viel früher auf. Die Entwickelung ist aber nicht nur abgekürzt, sondern es sind auch die Anpassungen an ein Wasserleben zum Teil ganz verschwunden, zum Teil in der Rückbildung begriffen. So fehlt der Schwanzsaum, welcher bei Ichthyophis noch bei der freien, im Wasser lebenden Larve vorhanden ist, bei Hypogeophis ganz; so schließt sich das Kiemenloch gleich nach der Rückbildung der Kiemen, während es bei der freien Larve der ceylonesischen Form noch lange persistiert. Die Hautsinnesorgane, welche ebenfalls noch während des Larvenlebens hoch entwickelt sind, treten bei Hypogeophis nicht nur früher auf, sondern verschwinden auch schon geraume Zeit vor dem Verlassen der Eihüllen. Vielleicht ist auch die geringere Entwickelung der Kiemen, besonders der 3., in gleichem Sinne aufzufassen, indem die Lungen früher zur Funktion kommen."

B. Die perennibranchiaten Amphibien. Von der Entwickelung der perennibranchiaten Amphibien sind uns durch Zeller (1889) und Wiedersheim (A. L. III_7, 1890), welche Proteusembryonen untersuchen konnten, einige Bruchstücke bekannt geworden. Eine zusammenhängende Darstellung der Körperausgestaltung von Proteus läßt sich nach diesen Bruchstücken nicht geben. Wie die 3 hier nach Wiedersheim gegebenen Figg. 16, a, b, c vermuten lassen, wird die Entwickelung im wesentlichen wie bei den Salamandrina verlaufen. Die Augen treten an den von Wiedersheim untersuchten Larven äußerlich nicht hervor, sind aber, wenn auch sehr klein, angelegt. Später sind sie (Zeller 1889) auch äußerlich erkenntlich.



Erklärung der Figur 16. Proteus anguineus nach Wiedersheim (A. L. III_7, 1890). Vergr. 5:1.

Fig. a. Embryo von Proteus anguineus aus der 6.—8. Woche, 12 mm lang. Bauchansicht. „Der Kopf scheint etwas geschrumpft gewesen zu sein, so daß die spitze, an einen Selachier erinnernde Kopfform vielleicht nicht ganz der Natur entspricht. Die unterständigen Nasenlöcher (*N*) sind sehr nahe gegen die Mundspalte (*M*) gerückt und zeigen sich von wulstartigen Lippen umgeben. Der mandibulare Wulst (*MD*) ist sehr breit und an seinem oralen Rande in der Mittellinie scharf eingeschnitten. Dicht dahinter liegt eine dellenartige Vertiefung. Die weiter nach hinten liegenden 4 Kiemenwülste (K_{2}—$_{5}$) schließen in der ventralen Mittellinie um so weniger weit zusammen, je weiter sie nach rückwärts liegen. Da, wo sie sich seitlich emporkrümmen, scheinen sie verletzt gewesen zu sein.

Die vordere Extremität macht sich in ihrer Anlage als leichte Vorwölbung bemerklich (*VE*). Ventralwärts liegt ein großer, nach hinten zu spindelförmig aufgetriebener Dottersack (*Do*).“ Von einer hinteren Extremität ist nichts zu sehen.

Fig. b. Embryo von Proteus anguineus aus der 6.—8. Woche, 13 mm lang, etwa 34 Somiten. Rechte Seitenansicht. Durch eine Verletzung einige Somiten freigelegt. Es ist eine leichte Nackenkrümmung vorhanden. Die Nasenöffnung liegt auch hier ventral. „Bei *NH* schimmert das Nachhirn durch die äußere Haut hindurch. Die äußeren Kiemen erscheinen als 3 in schiefer Richtung gelagerte Papillen (*Ki*). Caudalwärts davon liegt die nach hinten und dorsalwärts gerichtete knospenartige Anlage der vorderen Extremität.“

Fig. c. Seitenansicht einer 16 mm langen Larve. Da die Larve in der Halsgegend etwas um ihre Achse gedreht und außerdem gekrümmt ist, so erscheint der Kopf nicht rein im Profil, sondern etwas von seiner ventralen und vorderen Fläche. Das Nasloch ist, wie Wiedersheim ausdrücklich bemerkt, etwas zu hoch angegeben. Der Rücken ist ziemlich tief eingebuchtet, und dementsprechend springt der noch mit Dottermassen erfüllte Rumpf ventralwärts bauchig vor. Lateralwärts verläuft eine Furche (*Fu*), oberhalb welcher ca. 45—47 Myomeren und die Linea lateralis zu unterscheiden sind. Der kurze und breite Schwanz ist in seinem ganzen Umfang von einem Flossensaum (*Fl*, Fl_1) umgeben. Bei *Cl* ist die Kloakenöffnung sichtbar, und dicht vor ihr liegt die mit ihrem freien Ende dorsalwärts gerichtete hintere Extremität (*HE*). *F* Kehlfalte. *M* Mundspalte.

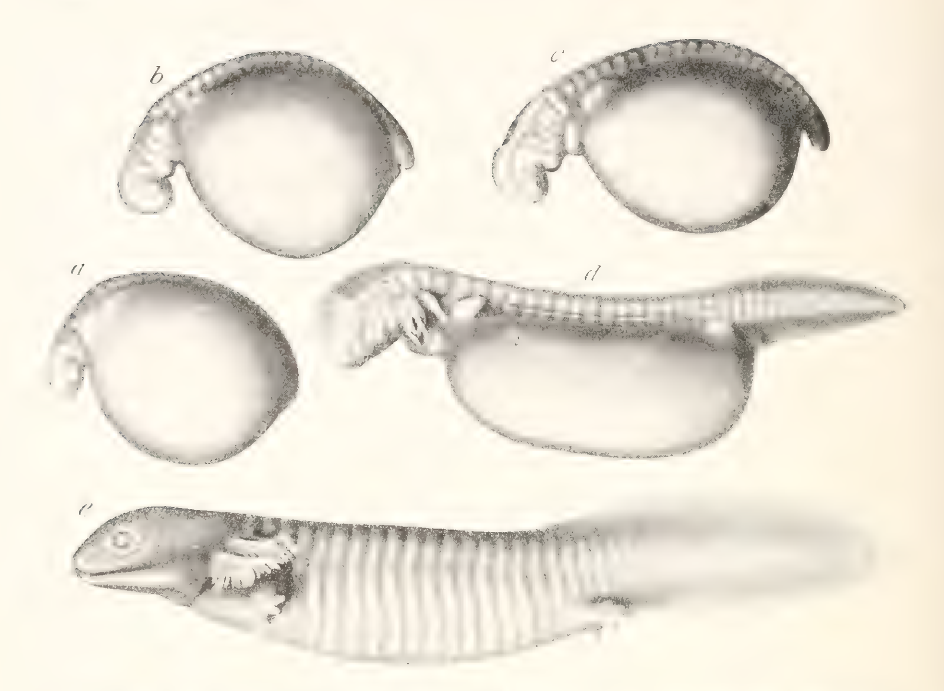
Die eben ausgeschlüpfte Larve ist nach ZELLER (Ueber die Fortpflanzung des Proteus anguineus und seine Larve, Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. 1889) etwa 22 mm lang. Davon kommen 5 mm auf den Schwanz. Der Kopf streckt sich immer mehr in die Länge und verliert sein tritonen- oder salamanderähnliches Aussehen. Die Gestalt ist bei der eben ausgeschlüpften Larve im ganzen der des erwachsenen Tieres schon sehr ähnlich, doch ist noch ein ansehnlicher Flossensaum vorhanden, welcher den Schwanz umgiebt und sich ungefähr über drei Viertel der Rückenlänge nach vorn erstreckt. Die Kiemenbüschel sind nicht entwickelter als beim erwachsenen Tiere. Die vorderen Gliedmaßen sind schon wohl ausgebildet und mit 3 Zehen versehen, die hinteren noch stummelförmig, doch im Knie schon leicht abgebogen. Im Laufe der 2. Woche nach dem Ausschlüpfen kamen an den hinteren Gliedmaßen die beiden Zehen zum Vorschein.

Ueber einen anderen Perennibranchiaten, Menobranchus lateralis (= Necturus maculatus [1]) ist in den letzten Jahren viel gearbeitet worden, ohne daß leider eine zusammenfassende Darstellung seiner Entwickelung gegeben wurde. Ich gebe hier die Abbildung nach einigen Larven, welche ich Fräul. J. B. PLATT verdanke. Diese Abbildungen sollen nur einen allgemeinen Ueberblick geben, wie bei diesem Tiere die Formgestaltung des Körpers sich vollzieht.

In Fig. 17 a sehen wir den Vorderkopf schon vom Dotter abgehoben und erkennen an ihm die Augenblasen. Die Gliederung des Gehirnes, auch eine Scheitel- und Nackenbeuge ist vorhanden. Der Mandibular- und Hyoïdbogen ist zu erkennen. Das caudale Ende des Embryos ist noch nicht deutlich vom Dotter abgehoben. In Fig. 17 b ist auch der Schwanz ein wenig vom Dotter abgehoben, über dem wie zweigeteilt aussehenden Hyoïd erkennen wir die Anlage des Ohrbläschens. Hinter dem Hyoïdbogen die undeutlichen Anlagen von 3 eigentlichen Kiemenbogen. Die Anlagen der vorderen Extremitäten sind eben angedeutet. In Fig. 17 c hat die Abgliederung des Embryos vom Dotter Fortschritte gemacht, auch die Herzgegend ragt über den Dotter hervor. Am Kopfe erkennen wir deutlich die Anlagen der Riechgrübchen und Linsen. Die Decke des 4. Ventrikels ist durchscheinend. Die Anlagen der vorderen Extremitäten sind deutlich. Die in den Figg. 17 a, b und c dargestellten Embryonen sind über die Bauchfläche gebogen, so daß die Rückenfläche konvex erscheint. Diese Biegung, welche in Fig. 17 a am stärksten ausgesprochen ist, wird immer geringer, und in Fig. 17 d sehen wir den Embryo nicht nur vollkommen gestreckt, sondern das Profil des Rückens ist sogar leicht konkav. Dabei ist aber die Nackenbeuge noch besser ausgesprochen als in den jüngeren Stadien, wo die allgemeine Krümmung des Körpers über die ventrale Seite ihrem Hervortreten Eintrag that. Hervorzuheben ist in diesem Stadium nun noch das Auftreten von 3 äußeren Kiemen, von denen die beiden ersten sich schon sekundär gliedern. Außer der kräftig hervortretenden vorderen Extremität sehen wir auch eine noch kleine, aber deutliche Anlage der hinteren Extremität. Die Anlage der Seitenlinie ist deutlich ausgesprochen. In Fig. 17 e tritt uns dann die fertige Larve entgegen. Am bemerkenswertesten er-

---

1) Wegen der Synonyme von Menobranchus lateralis = Necturus maculatus vergl. COPE, E. D. (1889), The Batrachia of North America, Smithsonian Institution United States National Museum, Serial Number 45, Bulletin of the U. S. National Museum, No. 34, Washington 1889.



Erklärung der Figur 17. Menobranchus lateralis (= Necturus maculatus). Nähere Beschreibung vergl. Text p. 61 und 62.

scheint außer dem Schwunde des Dotters die vollständige Aenderung der Physiognomie. Der rundliche Embryonalkopf mit seiner deutlich ausgesprochenen Scheitel- und Nackenbeuge hat sich gestreckt und einen ganz anderen Charakter angenommen. Auf die weitere Ausgestaltung der Kiemen, der Extremitäten, des Schwanzes und das Auftreten der Sinnesorgane sei nur beiläufig hingewiesen.

C. Die Salamandrina. Die bekannten Embryonen der Salamandrina sind in ihren äußeren Formen nicht leicht aufzufassen, doch ist die Ausgestaltung der embryonalen Formen bei Axolotl und einigen Tritonen genauer durchforscht, und zwar ist es im wesentlichen das Verdienst von Ch. van Bambeke (A. L. III_7, 1880), hier einen Ueberblick über die Gesamtentwickelung gegeben zu haben. Van Bambeke berücksichtigt in erster Linie den Axolotl, Triton helveticus und Triton alpestris, von deren Entwickelung er auch im Bilde zusammenhängende Darstellungen giebt, zieht aber heran, was er früher schon bei Pelobates fuscus Wagl. (A. L. III_7, 1868), was Scott und Osborn (1879) von Triton taeniatus und cristatus und was Goette (A. L. III_7, 1875) bei dem Bombinator igneus festgestellt haben. Die Entwickelung dieser Amphibien ist trotz aller Abweichungen im einzelnen so gleichartig, daß van Bambeke für sie alle eine gemeinsame Stadieneinteilung durchführen kann. Ich gebe hier nur Abbildungen von Axolotl und Triton alpestris.

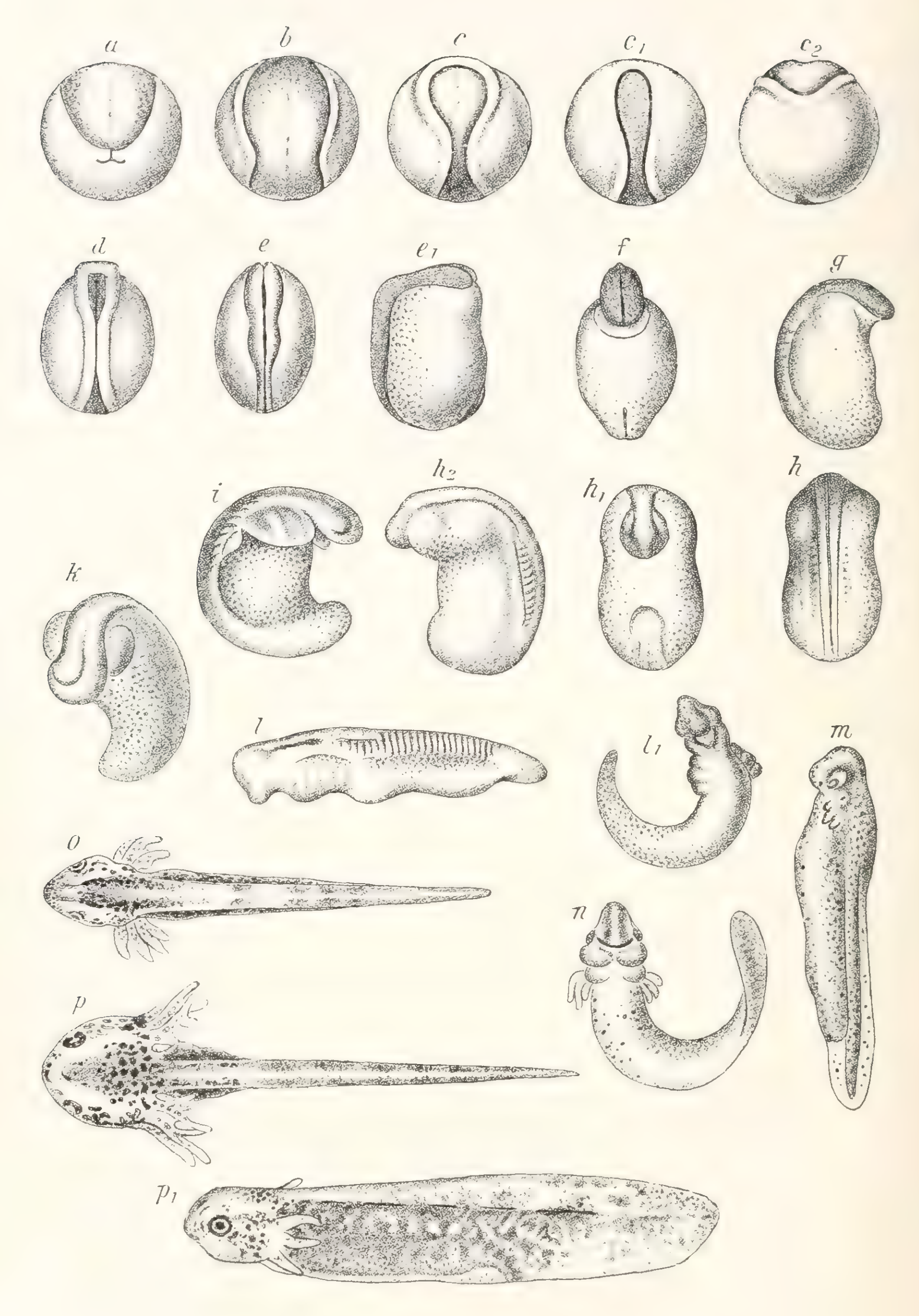
Die Stadieneinteilung van Bambeke's ist folgende: Das I. Stadium reicht von der Befruchtung bis zum Beginn der Furchung, das II. von

dem Beginn der Furchung bis zum Beginn der Gastrulation. Das III. Stadium reicht vom Beginne der Gastrulation bis zum Auftreten der Rückenfurche. Das IV. Stadium, dem Stadium A von Scott und Osborn entsprechend, reicht von dem Auftreten der Rückenfurche bis zum Erscheinen der Medullarwülste. Der Blastoporus pflegt jetzt zu verschwinden. Als Vorläufer der Medullarwülste tritt ein Medullarschild (aire ou écusson médullaire van Bambeke) auf. Das V. Stadium, dem Fig. 18 b vom Axolotl und Fig. 19 a von Triton alpestris angehören, nach Scott und Osborn Stadium B, beginnt mit dem Auftreten der Medullarwülste und reicht bis zum Eintreten der Nackeneinschnürung. Die Medullarwülste treten zunächst am vorderen Ende des Medullarschildes auf. Dieser nimmt, wenn sich in seiner Mitte die Medullarwülste nähern und so die Nackeneinschnürung hervorrufen, die Gestalt einer Lyra oder Guitarre an. Das VI. Stadium, nach Scott und Osborn C, wird durch die Figg. 18 c, c_1, c_2 von Axolotl und Fig. 19 b von Triton alpestris repräsentiert. Es beginnt mit dem Auftreten der Nackeneinschnürung und reicht bis zur Berührung der Medullarwülste im Rumpfgebiet; diese Vereinigung beginnt an der Nackeneinschnürung. Das Stadium VII (nach Scott und Osborn D) ist durch die Fig. 18 d von Axolotl vertreten. Es beginnt damit, daß sich die Medullarwülste im Rückengebiet berühren und dauert so lange, bis sie sich auch in der Kopfregion schließen.

In diesem Stadium unterscheiden sich die Embryonen der Tritonen und des Axolotl von den entsprechend weit entwickelten Embryonen von Rana und Bombinator, 1) durch das Auseinanderweichen der Medullarwülste im hinteren Rumpfbereich; dadurch kommt ein Sinus rhomboïdalis (Scott und Osborn) zustande; 2) flacht sich bei den Tritonen die ventrale Seite ab, die dorsale erscheint konvex, während bei Rana und Bombinator sich die dorsale Seite abflacht und die ventrale vorwölbt. Bei der Charakterisierung des Stadiums VIII (E nach Scott und Osborn) weichen van Bambeke und Scott und Osborn etwas voneinander ab: ich folge van Bambeke. Das Stadium wird repräsentiert durch die Figg. 18 e und e_1 vom Axolotl und Figg. 19 c, c_1, d von Triton alpestris. In diesem Stadium sind die Medullarwülste in der ganzen Ausdehnung in Berührung getreten, bis auf eine kleine Oeffnung beim Axolotl im Kopfgebiet und einen Rest des Sinus rhomboïdalis caudal. Die vordere Hirnhälfte ist vom Hinterhirn deutlich abgegrenzt. Ein Nackenhöcker ist aufgetreten.

Das Stadium IX (F nach Scott und Osborn) wird durch die Figg. 18 f und g von Axolotl und Fig. 19 e von Triton alpestris erläutert. Die Einkrümmung des Embryos um die ventrale Seite wird ausgesprochener. Die Scheitelkrümmung tritt auf, Hirn- und Augenbläschen sind gut entwickelt. Die Anlagen der Trigeminus- und Facialisganglien sind kenntlich. Eine Anzahl von Ursegmenten sind gebildet. Es ist hervorzuheben, daß bis zu diesem Stadium keinerlei Wachstumsvorgänge obwalten, die Ausgestaltung des Embryos ist nur durch Formumwandlung zustande gekommen. Auf die Besonderheiten, welche zwischen dem Axolotl und den Tritonen und wieder zwischen den einzelnen Arten der Tritonen bestehen, kann hier nicht näher eingegangen werden.

Das Stadium X (G nach Scott und Osborn) ist durch die Figg. 18 h, h_1, h_2 für Axolotl, durch die Fig. 19 f für Triton alpestris vertreten. Die Scheitelkrümmung ist jetzt stärker ausgesprochen, die Anlagen der Visceralbogen treten auf, die Schwanzknospe legt sich an, und die Somiten werden zahlreicher. Beim Axolotl tritt am Kopfe eine Torsion um seine



Erklärung der Figur 18. Uebersicht der Entwickelung von Axolotl nach van Bambeke (A. L. III_7, 1880). Vergr. 10—15 : 1.

Fig. a. Ei vom Ende des Stadiums IV. Man sieht von hinten und oben auf das Ei. Der Blastoporus ist eng. Auf dem Medullarschild erkent man die Rückenrinne (sillon dorsal).

Fig. b. Stadium V von vorn und oben. Deutliche Medullarwülste, beginnende Nackeneinschnürung. (Natürliche Lage.)

Fig. c. Stadium VI von vorn und oben. Die Medullarwülste nähern sich in der Gegend der Nackeneinschnürung. (Natürliche Lage.)

Fig. c_1. Das caudale Ende des gleichen Stadiums von hinten gesehen; das caudale Ende nach oben gerichtet. (Zwangslage.)

Fig. c_2. Dasselbe Stadium von der ventralen Seite.

Fig. d. Stadium VII. Der Embryo von der dorsalen Seite gesehen (natürliche Lage). Die Medullarwülste berühren sich in der Nackengegend.

Fig. e. Stadium VIII. Ansicht von der dorsalen Seite. Hirnanschwellungen.

Fig. e_1. Ein Embryo des gleichen Stadiums von der rechten Seite gesehen.

Fig. f. Ein wenig älterer Embryo von der ventralen Seite gesehen.

Fig. g. Stadium IX. Embryo von der rechten Seite gesehen.

Fig. h. Stadium X. Ansicht von der dorsalen Seite.

Fig. h_1. Der gleiche Embryo von der ventralen Seite.

Fig. h_2. Der gleiche Embryo von der linken Seite.

Fig. i. Stadium XI. Ansicht von der rechten Seite.

Fig. k. Eine wenig ältere Larve. Ausgesprochene Drehung um die Längsachse. (Natürliche Lage im Ei.)

Fig. l. Stadium XIII. Die Larve hat sich, als man sie aus den Eihüllen herauspräpariert hatte, gestreckt. Ansicht von der linken Seite.

Fig. l_1. Larve desselben Stadiums von der ventralen Seite.

Fig. m. Stadium XV. Künstlich aus den Hüllen herauspräparierte Larve von der linken Seite.

Fig. n. Wenig ältere Larve von der ventralen Seite.

Fig. o. Stadium XVI, dorsale Ansicht.

Fig. p. Larve zur Zeit des Ausschlüpfens.

Fig. p_1. Dieselbe Larve von der linken Seite.

Achse ein. Bei Triton alpestris kann man die Anlagen der Hörbläschen, bei Axolotl die Anlagen der Riechgruben und der Aftereinsenkung erkennen.

Dem Stadium XI H nach Scott und Osborn entsprechen die Figg. 18, i und k von Axolotl und Figg. 19 g und g_1 von Triton alpestris. Scott und Osborn charakterisieren dieses Stadium a) durch eine merkliche Verlängerung des Embryos; b) durch das Auftreten der Hemisphärenanlage in Gestalt einer auf dem Vorderhirn erscheinenden unpaaren Ausladung; c) durch das Erscheinen von 4 Kiemenbogen und 3 Kiemenspalten; d) durch eine Verlängerung des Schwanzes. Scott und Osborn heben hervor, daß man vergeblich nach den bei Anuren so stark hervortretenden Anlagen von Saugnäpfen und Hornzähnen sucht. van Bambeke betont, daß die Verlängerung des Embryos bei den untersuchten Arten eine recht verschiedene ist. Er findet nur 3 Kiemenbogen und glaubt, daß sich Scott und Osborn durch die Anlagen der Rusconi'schen Häkchen (crochets de Rusconi, balancers Balfour) haben täuschen lassen, welche von der Schlundwand entspringen; diese hält van Bambeke für die Homologa der Saugnäpfe der Anurenlarven.

Im Stadium XII (nach Scott und Osborn J) kann man zunächst ein beträchtliches Längenwachstum nachweisen. Die Mundbucht tritt auf. Die Anlagen der Gehirnganglien treten deutlicher hervor.

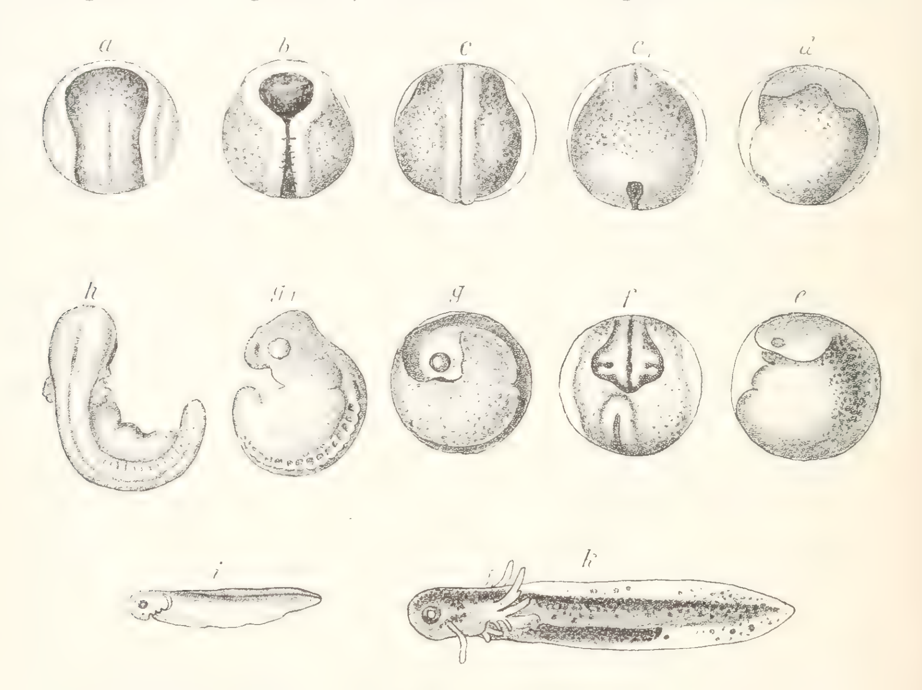
Vom Stadium XIII (K? von Scott und Osborn) sind von Axolotl die Embryonen Figg. 18 e und e_1, von Triton alp. Fig. 19 h abgebildet. Die Axolotlembryonen sind sehr stark seitlich gekrümmt, doch strecken sie sich, wenn sie aus ihren Hüllen befreit werden. Das Wachstum des caudalen Teiles des Embryos ist bemerkenswert.

Das Stadium XIV (L? von Scott und Osborn) ist charakterisiert durch allgemeines stärkeres Wachstum. Der Flossensaum des Schwanzes erscheint, das caudale Ende der Larven wird von rechts nach links ab-

geplattet. Das Herz ist von außen sichtbar. Beim Axolotl treten die Riechgruben besonders deutlich hervor.

Bei den Tritonen, aber nicht bei Axolotl, erkennt man die Linsenanlage. Beim Axolotl heben sich die durch die Augenanlagen bedingten Vorsprünge durch ihre helle Farbe von der Umgebung ab. Man erkennt die Hörbläschen, beim Axolotl als dunklere Flecken, die durch einen helleren Kreis umgeben sind.

Vom Stadium XV van Bambeke's geben die Embryonen von Axolotl Figg. 18 m und n und die Larve von Triton alpestris Fig. 19 i ein Bild. Die äußeren Kiemen verlängern sich, sind aber noch einfach. Die Rusconi'schen Häkchen der Tritonen sind stark gewachsen. Auch beim Axolotl treten Anlagen dieser Organe auf, bleiben aber im Gegensatz zu denen bei



Erklärung der Figur 19. Entwickelungsstadium von **Triton alpestris** nach van Bambeke (A. L. III_7, 1880). Vergr. 10—15 : 1.

In der Fig. b, c, c_1, d, e, f, g ist die innerste Eihülle gezeichnet.

Fig. a. Stadium V. Ansicht von vorn und dorsal. Deutliche Medullarwülste, beginnende Nackeneinschnürung. Rückenrinne.

Fig. b. Stadium VI. Ansicht von vorn und dorsal. Die Medullarwülste berühren sich in der Nackengegend.

Fig. c. Stadium VIII. Dorsale Ansicht. Die Medullarwülste sind überall in Kontakt. Anlagen der Hirnanschwellungen.

Fig. c_1. Derselbe Embryo von der ventralen Seite.

Fig. d. Ein Embryo des gleichen Stadiums von der linken Seite gesehen.

Fig. e. Stadium IX. Der Embryo von der linken Seite gesehen.

Fig. f. Stadium X. Der Embryo von der ventralen Seite.

Fig. g. Stadium XI. Der Embryo von der linken Seite.

Fig. g_1. Derselbe Embryo, von den Eihäuten befreit.

Fig. h. Stadium XIII. Die Larve von rechts und oben gesehen. Die Anlage des Rusconi'schen Häkchens.

Fig. i. Stadium XV. Künstlich herauspräpariert.

Fig. k. Larve zur Zeit des Ausschlüpfens.

Amblystoma rudimentär. Auch beim Axolotl kann man jetzt die Linse erkennen. Der Flossensaum des Rückens erscheint. Bei den Tritonenembryonen treten die Anlagen der vorderen Extremitäten auf.

Im Stadium XVI (Axolotl Fig. 18 o) beginnen die äußeren Kiemen sich zu verzweigen. Die RUSCONI'schen Häkchen (balancers, Balancierstangen, BALFOUR's) entwickeln sich bei den Tritonen stark. Die Anlagen der vorderen Extremitäten wachsen bei den Tritonen kräftig und werden auch bei Axolotl sichtbar. Herzkontraktionen und die Cirkulation in den Kiemen wird deutlich.

Das Stadium XVII umfaßt dann die Larven von dem eben beschriebenen Stadium bis zum Ausschlüpfen. Fig. 18, p, p_1 und Fig. 19 k stellen solche Larven von Axolotl und Triton dar; eine detaillierte Beschreibung erscheint mir nicht notwendig.

Ueberblicken wir nun die Entwickelung der Tritonen und des Axolotl nochmals, so sehen wir eine wenig ausgeprägte Formausgestaltung. Bedingt ist dieselbe durch die kleinen und dabei verhältnismäßig stark mit Dotter beladenen Eier. Dazu kommt, daß ein Wachstum des Embryos lange Zeit ganz fehlt.

D. Die Anuren. Wenn wir uns jetzt zu den Anuren wenden, so haben wir hervorzuheben, daß bei den meisten untersuchten Arten die Entwickelung zunächst in der Hauptsache verläuft wie bei den eben besprochenen Urodelen. Auf einige Unterschiede in der Entwickelung wurde schon bei der Besprechung der Urodelenentwickelung hingewiesen. Dort wo, wie bei Alytes obstetricans größere Eier mit viel Dotter gebildet werden, ist dadurch die Entwickelung in den früheren Stadien modifiziert. Die Formen der eigentlichen Embryonalanlage werden durch die Dottermenge nicht etwa undeutlicher gemacht, sondern sie treten im Gegenteil bei diesen Formen besser hervor, da die von Anfang an vorhandene Protoplasmamenge und dementsprechend die Embryonen verhältnismäßig größer sind und der Dotter die eigentlichen embryonalen Elemente von Anfang an weniger belastet. Aehnlich werden die Verhältnisse wohl bei Pipa dorsigera und Pseudophryne australis liegen. Auf die Metamorphose der Anuren soll hier nicht näher eingegangen werden. Ebenso erinnere ich nur nebenbei an jene besonderen Einrichtungen, wie sie bei Pipa, Notodelphys, Nototrema, Hylodes, Rhinoderma, Rana opisthodon, Phyllomedusa, Rhacophorus und vielleicht noch anderen Anuren bestehen, und wie sie so manche Abänderungen und Anpassungen im Embryonal- und Larvenleben bedingen, ja, zu einer mehr oder weniger weitgehenden Unterdrückung des Larvenzustandes führen können, so daß die fertigen Tierchen aus den Eiern schlüpfen. Bei Pseudis paradoxa haben wir die merkwürdige Thatsache zu verzeichnen, daß die Larven eine viel bedeutendere Größe erreichen, als die ausgewachsenen Tiere. Es fragt sich hier, ob wir es mit einer Anpassung an die besonderen Ernährungsverhältnisse zu thun haben, oder ob wir die Annahme wagen sollen, daß die Larve einer wirklichen Vorfahrenform gleicht, welche bedeutend größer war, als der jetzt lebende Frosch. Sehr merkwürdig ist auch die Larve von Dactylethra (Xenopus) capensis, die BALFOUR's (A. L. II, 1881, p. 124 und 126 127) ganz besonderes Interesse erregte (Fig. 20). Von der Larve von Dactylethra sagt PARKER[1]) (1876):

1) Citiert in der VETTER'schen Uebersetzung aus BALFOUR's Handbuch (1881).



Fig. 20. Dactylethra (Xenopus) capensis nach Balfour.

„a) Der Mund liegt nicht auf der Unterseite, ist auch nicht zum Saugen eingerichtet und klein, sondern sehr breit, gleich dem der Siluroïden und Lophius; er besitzt einen herabhängenden Unterkiefer und an jeder Seite der Oberlippe einen ungemein langen Tentakel und zeigt keine Spur der ursprünglichen Hornkiefer von der gewohnten Art.

b) In Uebereinstimmung mit diesen Charakteren ist der Kopf außerordentlich flach oder breit gedrückt, statt wie gewöhnlich hoch und dick.

c) Es finden sich keine Saugnäpfe unterhalb des Kinnes.

d) Die Kiemenöffnung ist nicht auf die linke Seite beschränkt, sondern es kommt auch auf der rechten Seite eine vor.

e) Der Schwanz ist gleich dem Kopfe merkwürdig Chimaera-ähnlich; er endigt nämlich mit einem langen, zugespitzten Faden, und die ganze Schwanzregion erscheint im Vergleich zu derjenigen unserer gewöhnlichen Batrachierlarven dünn und langgestreckt.

f) Die Vordergliedmaßen sind nicht unter der Opercularfalte versteckt."

Balfour mißt nun der Larvenform der Anuren überhaupt eine große morphologische Bedeutung bei und betrachtet sie als die Wiederholung eines ursprünglichen Wirbeltiertypus, dessen nächstverwandter lebender Vertreter die Petromyzonten sein sollen. Er sagt: „Die Aehnlichkeiten[1]) zwischen Lamprete und Kaulquappe scheinen mir hinlänglich ausgeprägt, um nicht einfach die Folge einer mehr oder weniger ähnlichen Lebensweise sein zu können; zugleich liegt aber kein Grund zu der Annahme vor, daß die Lamprete selbst nahe mit einer Vorfahrenform der Amphibien verwandt sei. Bei Besprechung der Ganoïden und anderer Typen wurden mehrere Zeugnisse dafür angeführt, daß eine primitive Stammform der Wirbeltiere existierte, welche mit einer perioralen Saugscheibe versehen war, und von dieser Form sind offenbar die Cyclostomen die allerdings degenerierten nächsten lebenden Vertreter. Die Aehnlichkeiten zwischen Kaulquappe und Lamprete beruhen denn also wohl darauf, daß beide von dieser Form abstammen. Die Ganoïden weisen, wie gezeigt wurde, gleichfalls Spuren einer ähnlichen Abkunft auf, und die Aehnlichkeit zwischen der Larve von Dactylethra, den devonischen Ganoïden und Chimaera deutet wahrscheinlich an, daß eine Ausdehnung unserer Kennt-

1) Balfour führt als solche an: a) die auffallende Aehnlichkeit der Mundbildungen; b) Eigentümlichkeiten des Larvenschädels der Anuren, insberondere soll die Lage des Meckel'schen Knorpels und der Subocularbogen ihre Parallele im Schädel der Lamprete finden; c) die inneren hypoblastischen Kiemensäcke des Frosches mit ihren Kiemenfortätzen sind wahrscheinlich den Kiemensäcken der Lamprete gleichwertig, und d) es ist möglich, daß die gemeinsamen hinteren Oeffnungen der Kiementaschen bei Myxine den ursprünglichen paarigen Oeffnungen der Kaulquappe entsprechen.

nisse noch weitere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den primitiven Ganoïden- und Holocephalenstammformen und den Amphibien aufdecken wird.“

Diese Voraussagung BALFOUR's hat sich nun insofern nicht bestätigt, als die Untersuchungen von SCHAUINSLAND (1891) gezeigt haben, daß die eigentümlichen Larvencharaktere von Dactylethra capensis erst spät zum Vorschein kommen und daß die erste Entwickelung in Uebereinstimmung mit den anderen Batrachiern verläuft. Darnach dürfte es doch wahrscheinlich sein, daß es sich bei der Larve von Dactylethra um sekundäre Anpassungen handelt. Auf die Abstammungsfrage der Anuren und die morphologische Bedeutung ihrer Larvenform ist es natürlich unmöglich, auf Grund der äußeren Körperentwickelung hier näher einzugehen.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen stelle ich hier die äußere Entwickelung von Rana fusca dar, d. h. ich gebe im wesentlichen eine kurze Beschreibung einer Reihe von durch Herrn Dr. Fr. W. MÜLLER gezeichneten Abbildungen, welche ich Herrn KOPSCH verdanke. Diese Abbildungen bilden einen Teil der sehr viel vollständigeren Reihe, welche demnächst als Normentafel der Entwickelung des Frosches erscheinen wird.

Die Abildungen vom Frosch sind auf 2 Seiten in Fig. 21 und 22 angeordnet.

In Fig. 21 a sehen wir sehr schön die Medullarplatte des Frosches, in dessen cranialem Teile sich der vordere quere Hirnwulst und die seitlichen Medullarwülste erhoben haben. Die beiden vertieften Stellen rechts und links deuten schon auf die Augenanlagen. Die Rückenrinne in der Mitte der Medullarplatte ist flach und durchsetzt nur einen Teil derselben. — In Fig. 21 b ist die Entwickelung der Medullarwülste weiter fortgeschritten, dieselben beginnen sich einander zu nähern, und dadurch ist das Gebiet der Medullaranlage viel schmaler geworden. Die Gehirnerweiterung in der Medullaranlage ist deutlich ausgesprochen. Die Rückenrinne ist im Rückenmarksteile der Medullaranlage scharf ausgesprochen, verschwindet aber alsbald im Gehirnteile. Zu beiden Seiten des Gehirnteiles der Medullaranlage sind die Anlagen der eigentlichen Kiemenbogen kenntlich; rechts erscheint sogar schon eine Zweiteilung des Wulstes, die hier auftretende Grenze würde zwischen 1. und 2. wirklichen Kiemenbogen liegen. Die vor den eigentlichen Kiemenbogen gelegenen Anlagen von Mandibular- und Hyoïdbogen sind bei Anuren und besonders beim Frosch sehr wenig deutlich. Fig. 21 b_1 zeigt den eben beschriebenen Embryo im Profil.

Die Fig. 21 c und c_1 zeigen einen etwas älteren Embryo von der dorsalen Seite und im Profil. Die Medullarwülste berühren sich in ihrer ganzen Ausdehnung. Im Profilbilde erkennen wir die Anlage der Augenblase und die verschwommenen Anlagen des Mandibular- und Hyoïdbogens.

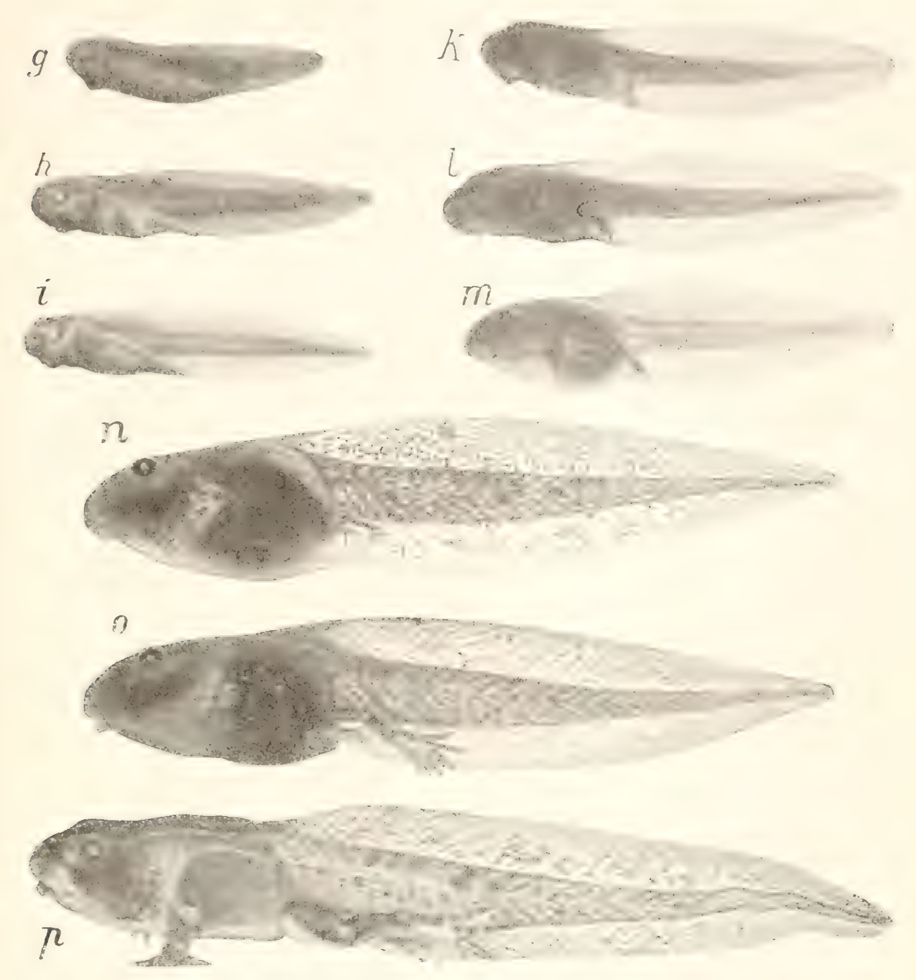
In den Figg. 21 d und d_1 sehen wir einen Embryo nach Verwachsung der Medullarwülste im Profil und dann von vorn und etwas von unten. Der Embryo ist über die dorsale Fläche gebogen. Man erkennt die Augenblasen, die Anlagen von 3 wirklichen Kiemenbogen; die ersten Ursegmente werden äußerlich sichtbar. In der Ansicht von vorn sieht man die Anlage der Mundbucht und der Saugscheiben (Saug-



Erklärung der Figur 21. Rana fusca (a) nach Kopsch (die Figur 22 ist die Fortsetzung).
Fig. a—f und die Fig. g_1, h_1, k_1, also alle Figuren 15 : 1.

näpfe, Haftdrüsen, cement glands) sehr schön. Die Saugscheiben beginnen ventral miteinander zu verwachsen, sie tragen breite, flache Gruben.

Der in den Figg. 21 e und e_1 im Profil und von vorn dargestellte Embryo ist beträchtlich in die Länge gewachsen und hat sich außerdem gestreckt, eine Schwanzknospe hebt sich deutlich ab, die Dorsalseite des Embryos ist deutlich konkav, die Ventralseite konvex. Mir scheint, daß man ventral bereits die Lebergegend gegen die dahinter gelegene Bauchgegend abgrenzen kann. Die Ansicht von vorn zeigt die Mundbucht und die Saugnäpfe, welche jetzt ventral deutlich miteinander verwachsen sind. Sie stellen sich als enge Spalten, welche von hohen Wülsten umgeben sind, dar. Die Zahl der von außen kenntlichen Ursegmente hat zugenommen. Die Visceralbogengegend erscheint bei Larven dieses Stadiums sehr variabel, bald ist nur 1 Platte, bald sind 2 resp. 3 Bogen zu erkennen. Hingegen zeigt der Embryo beim Oberflächenbilde die Linsen-



Erklärung der Figur 22. Rana fusca (b) nach KOPSCH.
Vergr. Fig. g—l 5 : 1; Fig. m—p 2,5 : 1.

anlage, die man bei anderen Embryonen im gleichen Stadium oft nicht erkennen kann, obwohl sie, wie später die Serie lehrt, vorhanden ist.

Die Ventralansicht des Kopfes einer wesentlich weiter entwickelten Larve zeigt Fig. 21 f. Der Embryo hat sich stark gestreckt; die äußeren Kiemen sprossen hervor, die Mundbucht ist sehr undeutlich; vor ihr erkennt man Riechgrübchen.

Fig. 22 g zeigt bereits eine gestreckte kleine Larve mit langem Schwanze und dorsalem und ventralem Flossensaume, die äußeren Kiemen sind gut entwickelt, die Opercularfalte beginnt sie zu überwachsen. Noch deutlicher wird das in der Ansicht von unten (Fig. 21, g_1), welche uns auch zeigt, daß der Mund durchgebrochen und der Hornschnabel angelegt ist, freilich ist noch keine Verhornung in demselben eingetreten.

Die Figg. 22 h und 21 h_1 lassen uns, vom Wachstum abgesehen, weitere Veränderungen im Gebiete der Kiemen, des Mundes und der

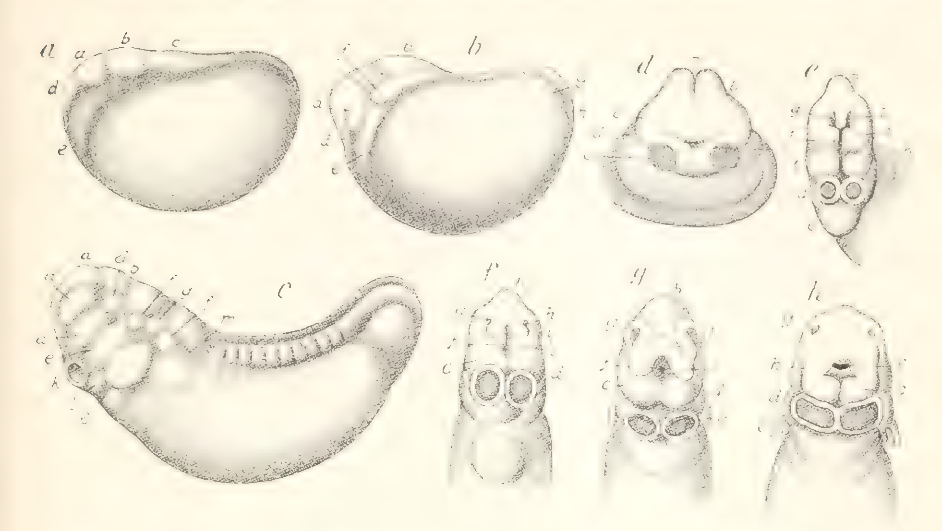
Saugnäpfe erkennen. Um die Mundöffnung haben sich deutliche Lippenbildungen angelegt. Die beiden Saugscheiben sind jetzt ganz selbständig von einander geworden. — In der Fig. 22 i fällt das helle Auge, das vor demselben gelegene Riechgrübchen, die reichverzweigten Kiemen und das weitere Vorwachsen des Opercularfortsatzes auf. — Auch bei den Figg. 22 k und 21 k_1 sei das weitere Vorwachsen der Opercularfalte erwähnt. Die Saugnäpfe werden rückgebildet. Durch die Bauchdecken erkennt man, wie der Darm sich in seine Spirale gelegt hat. In Fig. 22 l sind die Kiemen überwachsen, der Körper der Larve ist sehr dunkel pigmentiert, die helle Linse hebt sich stark gegen die Umgebung ab. Hier wie in den folgenden Stadien (Fig. 22 m, n, o, p) ist die dorsale Seite der Larve sowohl im Rumpf- als im Schwanzgebiet stärker pigmentiert als die ventrale. Der Enddarm ist stark gefüllt und tritt deshalb besonders hervor. Fig. 22 m läßt das Kiemenloch erkennen; über dem Enddarm knospen die hinteren Extremitäten hervor. Auch in der Profilansicht erkennt man die Spiraltouren des Darmes. Die Figg. 22 n und o zeigen die weitere Entwickelung der hinteren Extremitäten und des Schwanzes. In der Fig. 22 p, welche den Abschluß unserer Reihe bildet, sind die vorderen Extremitäten frei geworden. Die Metamorphose im cranialen Gebiete des Körpers, d. h. die Umgestaltung des Mundes und des Respirationsapparates ist vollzogen, ebenso hat die Körperzeichnung Fortschritte gemacht, und es ist in dieser Hinsicht besonders auf die beiden hellen Streifen auf dem Rücken hinzuweisen, welche caudalwärts konvergieren. Dieselben sind freilich in einer Ansicht von oben noch deutlicher. Am caudalen Ende haben wir noch einen mächtigen Schwanz, an dessen Spitze man jedoch erkennen kann, daß die Rückbildung sich bereits einleitet.

An den sehr schönen Abbildungen tritt es recht deutlich hervor, wie wenig Form an den Froschembryonen ist. Wie viel klarer konnte man alle Verhältnisse bei den Embryonen der Gymnophionen erkennen. Das fällt besonders auf, wenn wir das Kopfgebiet in Betracht ziehen.

Nun ist nicht bei allen Anuren die Form so verwischt wie bei Rana, schon bei Bombinator igneus läßt sich, wenigstens nach Goette's Darstellung, viel mehr äußeres Relief erkennen, und noch mehr bei Alytes.

Ich gebe nach Goette in der Fig. 23 3 Profilbilder und die sehr interessanten Abbildungen, welche die Entstehung des Gesichtes bei Bombinator erkennen lassen. Diese Bilder zeigen eine sehr wesentlich reichere Oberfläche als die entsprechenden Bilder bei Rana.

Fig. 23 a und b lassen die Gliederung des Gehirnes deutlich erkennen. In Fig. 23 c ist die Scheitelbeuge eingetreten. Wir erkennen das Auge, das Mittel- und Hinterhirn, den Mandibular- und Hyoïdbogen sowie die Anlage von 2 Kiemenbogen. Die Anlage des Schwanzes ist deutlich, eine Anzahl von Ursegmenten tritt hervor. Das Ggl. Gasseri, die Ganglien des N. facialis, des N. Glossopharyngeus und des N. vagus sind deutlich; ebenso das Gehörbläschen, das Haftorgan und die Vorwölbung der Urniere. Man erkennt die ventrale Grenze zwischen Vordarm (Leberanlage) und Dotterzellenmasse. In den Figg. 23 d—h erkennen wir die Gesichtsbildung von Bombinator. Indem ich für die Einzelheiten auf die Figurenerklärung verweise, hebe ich hervor, wie viel deutlicher hier alles, z. B. ein Oberkiefer- und Stirnfortsatz und die Bildung der Nase, hervortritt, als bei Rana, wenn auch freilich die Bilder in keiner Weise an die Gymnophionen heranreichen.



Erklärung der Figur 23. Embryonen von Bombinator igneus nach GOETTE (A. L. III_7, 1875).

Fig. a. Embryo mit geschlossenem Medullarrohr in der Seitenansicht. *a* vordere Hirnhälfte. *b* Hinterhirn. *c* Rückenmark. *d* Kieferteil des Vorderkopfes. *e* Schlundwand.

Fig. b. Etwas älterer Embryo. *a* Vorwölbung des Auges. *b* Hinterhirn. *d* Kieferteil. *e* Schlundwand. *f* 2. laterales Kopfsegment. *g* Vorragung der Segmentplatten. *h* abgestumpftes Hinterende.

Fig. c. Noch älterer Embryo. *a* Mittelhirn. *a'* Auge. *b* Hinterhirn. *d* Unterkieferbogen. *d'* Gangl. Gasseri. *e* Zungenbeinbogen. *e'* Kiemenbogen. *f* Gangl. nervi facialis. *f'* Gangl. nervi glosso-pharyngei et vagi. *g* Gehörbläschen. *i* ventrale Grenze zwischen Vordarm (Leberanlage) und Dotterzellenmasse *k* Haftorgan. *l* Vorwölbung des Herzraumes. *m* Vorwölbung der Urniere.

Fig. d. Junger Embryo von vorn gesehen. *a* Hirnschluß. *b* Hirnteil des Vorderkopfes. *c* Kieferteil desselben (Kieferwulst). *d* Zungenbeinbogen. *e* Haftorgan. *f* Anlage der Mundbucht und des Hirnanhangs.

Fig. e. Seitlich abgeplatteter und gekrümmter Embryo, von vorn gesehen. *b* Vorderhirn. *c* Unterkieferwulst. *d* Zungenbeinbogen. *e* Vorwölbung des Herzraumes. *f* Mundbucht. *g* Nasengruben. *h* dazwischen vortretende Vorderhirnwölbung. *i* Oberkieferwulst. *k* Rücken.

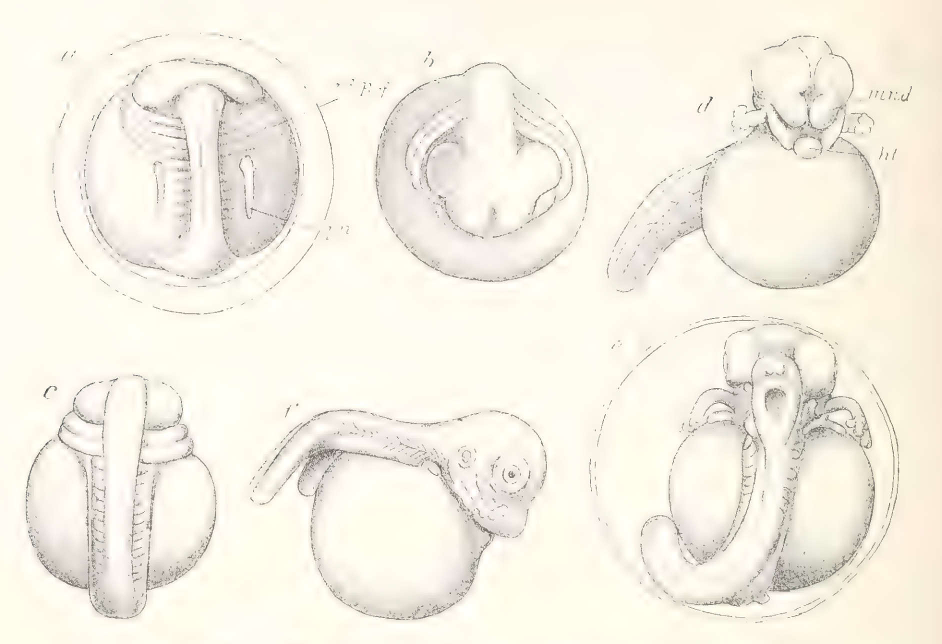
Fig. f. Embryo von vorn und unten gesehen. *b, c, d, f, g, i* wie in Fig. e. *h* medialer Gesichtsfortsatz. *k* Vorwölbung des Auges.

Fig. g und h. Aeltere Embryonen in derselben Ansicht; Bezeichnung wie in Fig. f. *e* Kiemen.

Zum Schlusse noch eine Figur von Alytes Fig. 24 und einige von Phylomedusa hypochondrialis (Fig. 25), welche zeigen sollen, wie sich die Entwickelung bei Anuren mit viel Nahrungsdotter und dem entsprechend großen Eiern vollzieht. Der hier abgebildete Embryo von Alytes zeigt noch in dem etwas vorgeschrittenen Stadium, das er darstellt, wie die Kiemenbogen ähnlich auf dem Dotter ausgebreitet sind wie bei Ganoïden. Die Augenblasen sind gut abgesetzt, die verschiedenen Abteilungen des Gehirnes zu erkennen. Die Ohrbläschen schimmern durch und dicht hinter den Anlagen der Kiemenbogen erscheint die Anlage der Vorniere.



Fig. 24. Alytes obstetricans. Vergr. 10 : 1.



Erklärung der Figur 25. Phylomedusa hypochondrialis nach Budgett (A. L. III_7, 1899). Vergr. 15 : 1.

3rd.Br.f Furche zwischen 2. und 3. wahren Kiemenbogen. *ht.* Herz. *mn.d.* Unterkieferfortsatz des Mandibularbogen. *pn.* Anlage der Vorniere.

Noch ganoïdenähnlicher als der Alytesembryo, den ich hier abgebildet habe, ist der in Fig. 25 a dargestellte Embryo von Phyllomedusa hypochondrialis. Von einem Stadium dieser Anurenart, wie es in Fig. 25 a und b abgebildet ist, sagt J. S. Budgett (A. L. III_7, 1899), dem ich hier folge, geradezu, daß es mehr einer jungen Larve von Acipenser als von Rana gleiche. Bemerkenswert ist vor allem auch das vollkommene Fehlen des Saug- oder Haftapparates, der ja für die meisten bekannten Batrachierlarven so charakteristisch ist. Die Figg. 25 a und b entsprechen Embryonen von etwas mehr als 50 Stunden nach der Eiablage. Die Medullarwülste haben sich vollkommen geschlossen und die Augenblasen haben sich gebildet. Vor denselben finden wir eine Erhebung, entsprechend derjenigen, welche Morgan „Sense-plate“ nennt. Hinter dem Gebiete der Augenblasen sieht man sich beiderseits nach vorn die gemeinsame Anlage der Kiemenbogen das Branchialfeld ausdehnen (gill-plate or branchialfold sagt Budgett, ich ziehe den Ausdruck Branchialfeld der Bezeichnung Kiemenfalte vor). Später umwachsen diese Anlagen Morgan's Sinnesplatte ganz, und in dieser finden wir jetzt eine Einsenkung, die Anlage der Mundbucht, des Stomodäums (Fig. 25 b). Aus der rechten und linken Hälfte dieser sog. Sinnesplatte wird der Mandibularbogen; der hinter demselben gelegene Hyoïdbogen ist wenig entwickelt, stärker der 1. und 2. wirkliche Kiemenbogen. Das Kiemenfeld erscheint beim lebenden Embryo jederseits als eine ungegliederte Erhebung. Bei Anwendung von geeigneten Reagentien kann man erkennen, wie dieses Feld durch 3 Kiementaschen gegliedert wird, von denen nur 2 bestehen bleiben. Die 1. dieser Taschen liegt zwischen

dem Hyoïd- und dem 1. wahren Kiemenbogen, die 2. trennt den 1. und 2., die 3. den 2. und 3. wahren Kiemenbogen (Fig. 25 a *3rd. Brf.*). Hinter dem Kiemenfeld sieht man die 1. Anlage der Vorniere (*p.n.*) als eine schwache, aber wohl begrenzte Erhebung. Median von ihr erkennt man 4 oder 5 Urwirbel. Die Ohrbläschen werden erst nach dem Auftreten der äußeren Kiemen sichtbar. Bald nach dieser Zeit beginnt sich dann der Embryo vom Dotter abzuheben, besonders Kopf- und Schwanzende werden selbständig (vgl. 25 c). Die Augäpfel wachsen jetzt schnell und sind, wenn man sie mit denen von Ranaembryonen des gleichen Stadiums vergleicht, verhältnismäßig sehr groß. Eine sehr charakteristische Erscheinung für dieses Stadium ist dann das starke Hervortreten beider wahrer Kiemenbogen. In den Figg. 25 d, e und f erkennt man die weitere Ausgestaltung des Körpers, das Auftreten der äußeren Kiemen und sieht, wie das Herz (*ht*) äußerlich kenntlich wird.

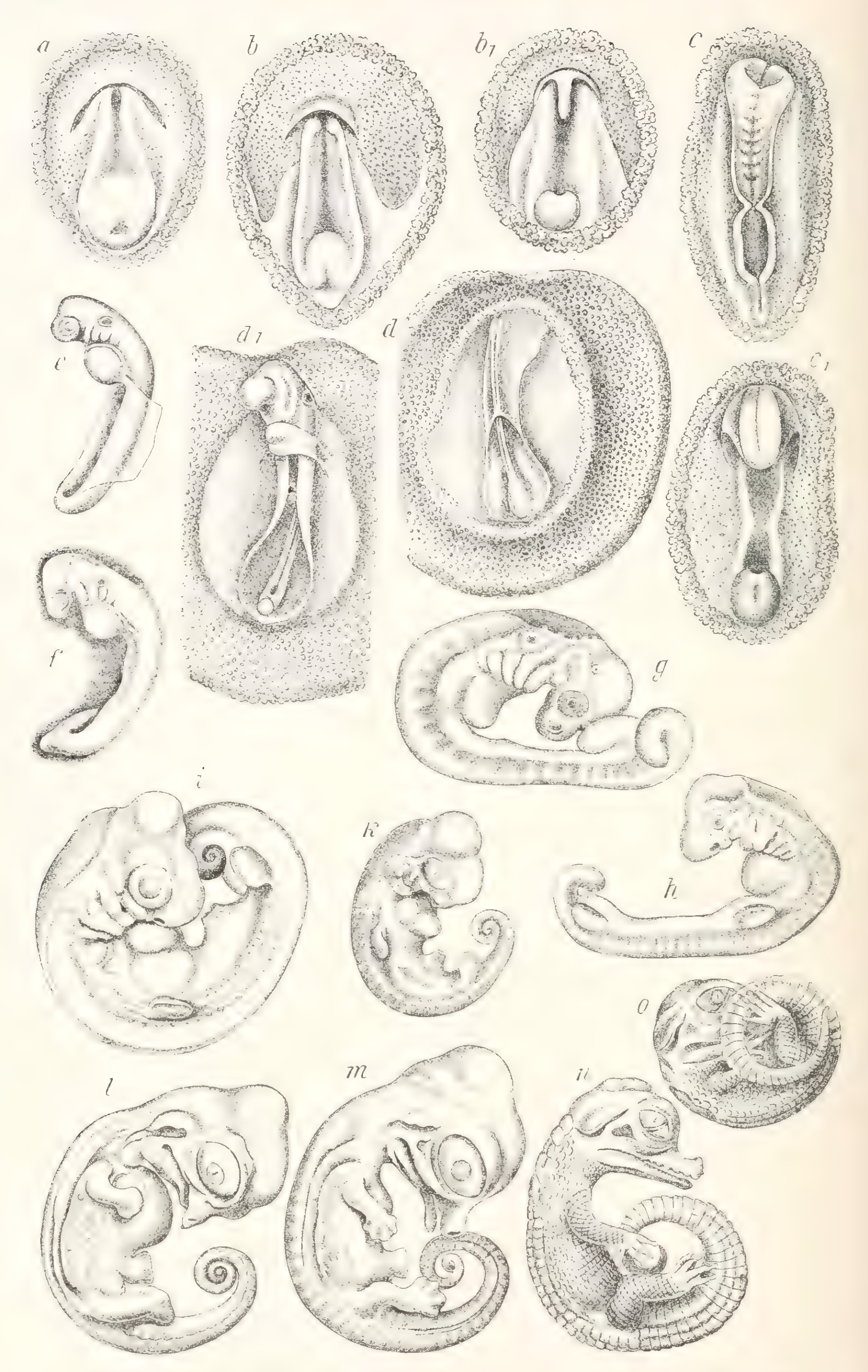
8. Die Reptilien.

Wir kommen jetzt zu einer Tierklasse, den Reptilien, bei welchen die Ausgestaltung der äußeren Körperform nicht nur durch einen mächtigen Nahrungsdotter, sondern auch noch durch besondere Schutzeinrichtungen für den Embryo, durch das Amnion und durch ein embryonales Atmungsorgan, die Allantois, beeinflußt wird. Dazu sind die Körperformen bei den jungen Embryonen der bis jetzt bekannten Vertreter der Reptilien überhaupt wenig ausgesprochen. Eine wirklich zusammenhängende Darstellung der Entwickelung der äußeren Körperform von den frühesten Stadien bis zu Formen, welche schon die definitive Körpergestalt erkennen lassen, giebt es bis dahin nur vom Krokodil (Völtzkow, A. L. III_8, 1899), doch werden zur Zeit Lacerta agilis, Anguis fragilis, Tropidonotus matrix und Trionyx japonica für Normentafeln bearbeitet. Durch die Freundlichkeit der Bearbeiter dieser Normentafeln, der Herren Peter, Nicolas, Wetzel und Mitsukuri bin ich in den Besitz einer Anzahl von Abbildungen gekommen, welche ich hier verwerten kann.

A. Krokodil. Ich beginne mit den Krokodilen und schließe mich in meiner Darstellung an Völtzkow (A. L. III_8, 1899) an, dessen Figuren ich auch wiedergebe.

Fig. 26 a zeigt einen Embryo, bei welchem sich die Ränder der Medullarplatte erhoben haben, die Medullarrinne ist aber noch flach, nur vorn sind die Medullarwülste einander genähert, nach hinten weichen sie aus einander und umgreifeu einen kreisförmigen Wulst, der in der Mitte eine Einsenkung erkennen läßt, den Eingang des neurenterischen Kanales. Vor dem Kopfende finden wir eine etwa hufeisenförmige Furche als erste Andeutung des Kopfamnions.

In einem etwas älteren Stadium, das in den Figg. 26 b und b_1 von der dorsalen und ventralen Seite dargestellt ist, sind die Medullarwülste stärker erhoben, die Eingangsöffnung des Canalis neurentericus ist stärker ausgebildet und läßt eine nach vorn und hinten verlaufende Furche als Forsetzung erkennen. Das Kopfamnion hat sich kappenförmig erhoben. Das Kopfende der Embryonalanlage hat sich ventral umgekrümmt und erscheint uns in der Fig. 26 b_1 in einer von der ventralen Seite aufgenommenen Zeichnung. Hier sehen wir auch am caudalen Ende



Erklärung der Fig. 26. Krokodil (a) nach VOELTZKOW (A. L. III_8, 1899). Vergr. Fig. a—c_1 ca. 20 : 1; d—i ca. 7,5 : 1; k, l, m ca. 2,5 : 1; n 1 : 1; o ca. 1 : 1.

eine Hervorragung, den „Schwanzknopf“, an dessen oberem Rande eine Ausbuchtung, die ventrale Ausmündung des neurenterischen Kanales, deutlich ist. Ein wesentlich älteres Stadium zeigen uns die Figg. 26 c und c_1.

Das vordere Ende der Embryonalanlage ist verbreitert bei gleichzeitiger Abflachung der Medullarwülste, es ist weit ventral umgebogen. Am caudalen Ende sind die Medullarwülste bis zur Berührung genähert, und dahinter erkennen wir die Primitivrinne. Die Medullarwülste haben sich eben an einer Stelle an einander gelegt und sind dort verschmolzen; diese Stelle liegt etwas hinter der Mitte des Embryos. Auch die Anlagen der Ursegmente sind deutlich. Der „Schwanzknopf“ tritt in der Ansicht von der Ventralseite deutlich hervor.

In Fig. 26 d und d_1 ist der Vorderkörper des Embryos auf die linke Seite gedreht, die jetzt dem Dotter zugekehrt ist. In der Dorsalansicht Fig. 26 d erkennt man, wie das Amnion den größten Teil des Embryonalkörpers bedeckt; das Medullarrohr scheint geschlossen zu sein. Auch die Schwanzgegend beginnt sich abzuheben. In der Fig. 26 d_1 erkennen wir die Ausgestaltung des Kopfes. Das Vorderhirn ist schon ziemlich kräftig ausgebildet und auch die primären Augenblasen sind sicher angelegt. Der Scheitelhöcker ist deutlich ausgeprägt.

Die Hörbläschen erscheinen als napfförmige, weit geöffnete Gruben. Die Mundbucht ist angelegt, die Seitenplatten des Körpers haben sich schärfer erhoben, so daß die Darmrinne aufgetreten ist. Ventral von der Vorderdarmbucht tritt ein deutlicher Herzwulst hervor. Noch stärker als der eben beschriebene Embryo hat sich der in Fig. 26 e abgebildete Embryo von der Keimhaut abgehoben, auch ist bei ihm die erste Andeutung von Kiemenbogen zu erkennen. Diese zeigt dann Fig. 26 f sehr deutlich und zwar bereits 4 an der Zahl; am Mandibularbogen ist sogar schon ein Oberkieferfortsatz kenntlich. Augen und Herz treten hier deutlich hervor. Die Ohrgruben sind weit offen. Zu der Scheitelbeuge ist eine Nackenbeuge getreten, das Rautengrubendach beginnt durchsichtig zu werden. Während der Schwanzknoten, von dem man in der Figur überhaupt nichts sieht, allmählich undeutlich wird, ist eine deutliche Schwanzanlage aufgetreten. Bis zu diesem Stadium etwa wird die Entwickelung im Eileiter durchlaufen. Fig. 26 g zeigt den Embryo eines soeben gelegten Eies, der Embryo ist in diesem Falle bereits nicht unbeträchtlich weiter entwickelt. Sofort fällt neben der kräftigen Scheitelbeuge die bedeutende Nackenbeuge auf. Der Scheitel des Embryos nähert sich seinem Schwanzende, trotzdem der eigentliche Rumpf, d. h. der Körper etwa vom 10. Ursegmente an ganz gestreckt ist. Am Kopfe treten die Augen stark hervor und offenbar ist die Linse angelegt. Man erkennt deutliche Riechgrübchen, die Ohrgrübchen nähern sich dem Schluß, zwischen ihnen und den Augen ist bei diesem Embryo noch eine weitere Ektodermeinstülpung bemerkenswert, die Voeltzkow als Kopforgan bezeichnet. Das Dach der Rautengrube ist ganz durchsichtig; an den Seiten des Rautenhirnes kann man schon bei äußerer Betrachtung Neuromeren, Hirnfalten nennt sie Voeltzkow, erkennen. Die Anlage eines 5. Kiemenbogens ist angedeutet, der Oberkieferfortsatz am Mandibularbogen ist sehr deutlich. Die 1. Kiemenspalte ist weit durchgängig. Der Schwanz ist an seinem Ende knopfförmig verdickt und beginnt sich aufzurollen. Die Allantois beginnt aus dem Körperbereiche hervorzutreten.

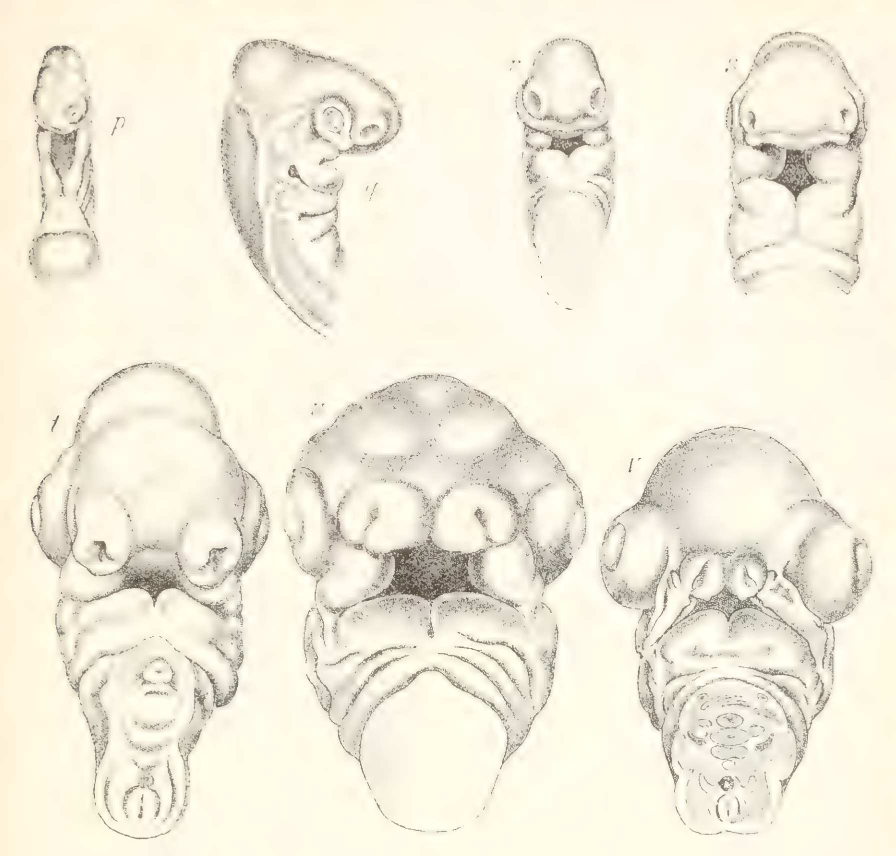
Der Embryo Fig. 26 h ist einem etwa 14 Tage abgelegten Ei entnommen. Auch hier ist der eigentliche Rumpf noch gestreckt, außerdem

ist die Nackenkrümmung wieder etwas geringer geworden, so daß der Kopf viel weiter vom Schwanze entfernt ist als beim vorigen Embryo. Abgesehen von der ganzen Konfiguration des Kopfes ist in dem Auftreten der Extremitätenanlagen ein wesentlicher Fortschritt dem vorigen Embryo gegenüber zu verzeichnen. Am Kopfe sehen wir die Nasengrube sich vertiefen. Das Ohrbläschen ist geschlossen und schimmert aus der Tiefe durch. Die 1. Kiemenspalte beginnt sich im ventralen Teile zu schließen, ein 5. Kiemenbogen ist recht deutlich, doch bereitet sich das Verschwinden der Kiemenbogen schon dadurch vor, daß der Hyoïdbogen sich über den 3. Kiemenbogen herüberzuschieben beginnt. Die Allantois ist nicht wesentlich weiter entwickelt als im vorhergehenden Stadium.

Fig. 26 i zeigt einen Embryo etwa 20 Tage nach der Eiablage. Bei diesem Embryo ist nun auch der ganze Rumpf gekrümmt nnd so berührt der Kopf nicht nur den Schwanz, sondern beginnt sich sogar an ihm vorbeizuschieben, der Schwanz selbst zeigt 3 Spiraltouren. Am Kopfe fällt die starke Ausprägung des Mittelhirnes und die Größe der Augen auf. Die Augen zeigen die ersten Zeichen einer Abplattung, die zur späteren ovalen Form führt. Der Oberkieferfortsatz ist bis über das Auge hinaus nach vorn gewachsen, hat aber die Nasenfurche noch nicht erreicht. Der Verschluß der 1. Kiemenspalte hat Fortschritte gemacht, der 3. Kiemenbogen deckt den 4. und 5., und wird selbst mehr und mehr vom Hyoïdbogen überwachsen. Die Seitenplatten beginnen in die Membrana reuniens anterior einzuwachsen, welche noch Herz, Leber und Urnieren überkleidet. Diese Organe bedingen auf der Oberfläche des Embryos deutliche Vorwölbungen und sind durch die dünne, sie bedeckende Haut offenbar deutlich zu erkennen.

Bei etwas weiter entwickelten Embryonen, Fig. 26 k, hat die Krümmung des Körpers wieder nachgelassen, der Kopf berührt den Schwanz nicht mehr. Der Schwanz ist bedeutend gewachsen. Die Gliedmaßenanlagen haben sich gestreckt und durch eine beginnende Knickung wird die Bildung eines Knie- und Ellenbogengelenkes eingeleitet. Die Anlage von Hand und Fuß ist durch Verbreiterung der distalen Enden der Gliedmaßen angedeutet. Die Nasengrube hat sich bedeutend vertieft und medialer und lateraler Nasenfortsatz wulsten sich stark vor. Der Oberkieferfortsatz hat die Nasenanlage erreicht. Das Auge hat eine ovale Form angenommen, die Oeffnung der Pupille erscheint schlitzförmig. Der Hyoïdbogen hat die übrigen Kiemenbogen völlig überwachsen, die 1. Kiemenspalte ist ganz geschlossen und durch Auftreten einer Reihe von Erhebungen hat sich die Bildung des äußeren Ohres eingeleitet.

In den Figg. 26 l, m, n, o sehen wir, wie der Embryo immer mehr die Körperformen des ausgebildeten Tieres annimmt. In Fig. 26 l, etwa 2 Monate nach der Eiablage, tritt das Mittelhirn nicht mehr so deutlich hervor; die Schnauze ist bereits stark hervorgewachsen, die Gliedmaßen haben sich weiter entwickelt, die Beschuppung tritt auf, die Ohrklappe ist angelegt, die Eischwiele ist aufgetreten. Weiter entwickelt ist der Embryo der Fig. 26 m, der einem Ei etwa $1^1/_2$ Monate nach der Eiablage entnommen ist, hier sind schon die Zehenstrahlen angelegt. $1^3/_4$ Monate nach der Eiablage erscheint dann die Nickhaut, die Ohrklappe ist weiter ausgebildet. Die Finger und Zehen sind gut angelegt, aber noch durch Schwimmhäute verbunden. Die Beschuppung ist sehr deutlich. In Fig. 26 n sind die Finger bereits frei, die Zehen aber noch teilweise durch Schwimmhäute verbunden. Die Krallenanlagen an den Fingern und Zehen sind in typischer Hufform aufgetreten. Die Be-



Erklärung der Fig. 27. Krokodil (b) nach Voeltzkow (A. L. III$_8$, 1899). Vergr. Fig. p—u 10:1; v 5:1.

schuppung ist über den ganzen Körper ausgedehnt. Die Ohrklappe und die Nickhaut sind sehr auffallend entwickelt. Eine hräftige Schnauze ist zur Ausbildung gekommen. Der Embryo nähert sich in seinen Formen schon der Gestalt des ausgebildeten Krokodiles. Fig. 26 o zeigt einen Embryo, des gleichen Stadiums in der Lage, wie er sie im Ei einnimmt.

Die Figg. 27 p, q, r, s, t, u, v veranschaulichen die Gesichtsbildung beim Krokodil. Besonders hervorzuheben ist ein breiter Wulst. Voeltzkow nennt ihn Augenwulst; derselbe zieht durch die ganze Mundanlage von einem Auge zum anderen und trennt Oberkieferfortsatz und Nasenanlage. Die lateralen Teile dieses Wulstes bilden sich, während er im übrigen schwindet, stärker aus und treten mit dem äußeren Nasenfortsatz in Verbindung; so kommen sie zur Nasengrube in Beziehung und bilden schließlich die äußere Begrenzung der äußeren Nase. „Es erfolgt also der Schluß der äußeren Nase", sagt Voeltzkow, „nicht durch Aneinanderlegen des äußeren und inneren Nasenfortsatzes, sondern durch jenen letzten Rest des Augenwulstes". Freilich bewertet Voeltzkow diese Abweichung vom gewöhnlichen Typus nicht sehr stark, er sagt später: „Streng genommen ist ja jener flügelartige Fortsatz auch eine Fortsetzung des äußeren Nasenfortsatzes, und der Verschluß der Nasenspalte erfolgt

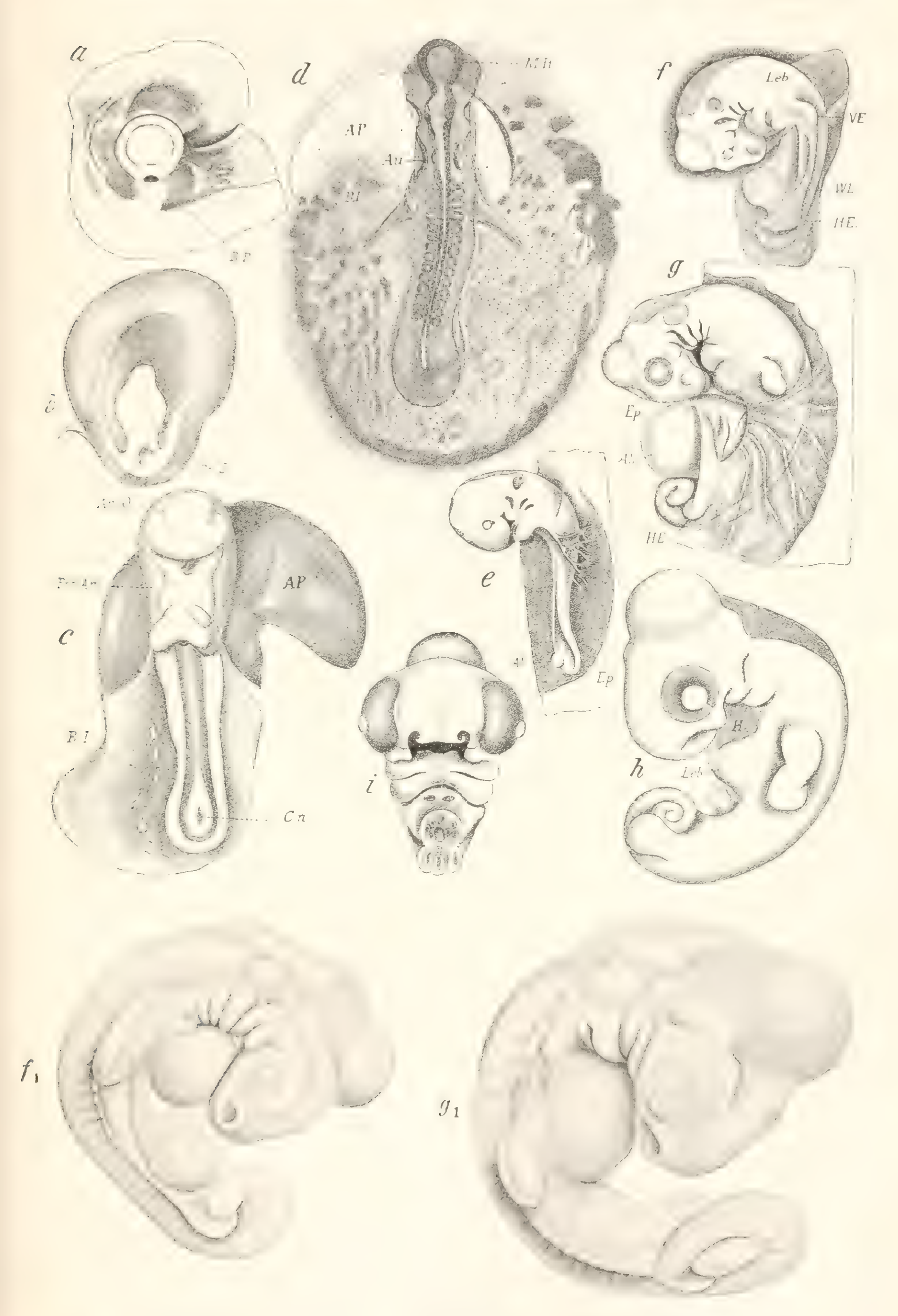
also durch Aneinanderlegen des lateralen an den medianen Nasenfortsatz". Schließlich sehen wir trotz dieser starken Ausgestaltung des lateralen Nasenfortsatzes, den oberen Mundrand, doch ohne Beteiligung desselben, allein von den medialen Nasenfortsätzen und Oberkieferfortsätzen gebildet. Durch die starke Entwickelung der medialen Nasenfortsätze, wird, wie uns die Figg. 72 t, u, v zeigen, der Stirnfortsatz immer mehr in die Tiefe gedrängt und endlich legen sich die einander zugekehrten Nasenflügel zusammen, um mit einander zu verwachsen.

B. Hatteria punctata (Tuatara). Auch die Entwickelung der merkwürdigen, Neuseeland eigentümlichen Hatteria ist in jüngster Zeit bekannt geworden, und zwar wurde die Bearbeitung dieses Reptils fast gleichzeitig von 3 Seiten in Angriff genommen von Schauinsland (A. L. III_8, 1898, 1899), von Dendy (A. L. III_8, 1898, 1899), und von Thilenius (A. L. III_8, 1899). Einen einigermaßen vollständigen Ueberblick über die Entwickelung giebt bis jetzt nur Dendy (A. L. III_8, 1899). Seine Figuren sind freilich etwas roh, aber sie genügen, um uns einen Begriff von den Hauptzügen der Entwickelung zu geben. Nachdem Hatteria anfangs zu den Agamen gestellt worden war, hatte man sie wegen mannigfacher Eigentümlichkeiten als Vertreter einer besonderen Reptilienordnung angesehen, die man Rhynchocephalia nannte. Jetzt ist man wieder mehr geneigt sie den Sauriern anzugliedern.

Fig. 28 a zeigt ein Embryonalschild mit dem umgebenden Blastoderm, am hinteren Ende des Schildes erkennt man den Blastoporus. Fig. 28 b zeigt, daß sich das Amnion schon sehr frühzeitig bildet, es ist schon in diesem frühen Stadium beinahe geschlossen. Von der Gegend des Primitivstreifens der in der Oeffnung des Amnion zu Tage liegt, sieht man 2 helle Flügel nach den Seiten und nach vorn streben; sie werden durch Mesoderm, das hier vorwächst, in die Erscheinung gerufen.

Die Figg. 28 c und d stellen denselben Embryo dar. In Fig. 28 c sieht man den opaken Embryo von der ventralen Seite. Der Kopf ist vom Proamnion umhüllt, man erkennt an ihm eine kräftige Scheitelbeuge und 2 recht große primäre Augenblasen. Man sieht von vorn her in die Mundbucht und erkennt caudal von ihr die Herzanlage. Am caudalen Ende des Embryos sieht man die ventrale Oeffnung des Canalis neurentericus. In der Area opaca sind Blutinseln aufgetreten. Fig. 28 d zeigt den gleichen Embryo nach Färbung mit Boraxkarmin und Aufhellung mit Nelkenöl von der dorsalen Seite. Man erkennt jetzt im Nachhirngebiet Neuromeren, flache aber deutliche Ohrgrübchen und 14 Somitenpaare.

Der Embryo, welcher in Fig. 28 e dargestellt ist, zeigt sich bereits beträchtlich weiter entwickelt, zu der Scheitelbeuge ist eine gut ausgesprochene Nackenbeuge gekommen. Die Linse ist angelegt, das Dach des 4. Ventrikels beginnt durchsichtig zu werden. 3 Kiemenfurchen treten hervor. Ueber dem Hyoïdbogen erkennt man das Ohrbläschen, das dem Verschluß nahe ist. Am caudalen Ende des Embryos, das noch gestreckt ist, sieht man das kleine Allantoisbläschen hervorsprossen. Bei dem Embryo f ist die Nackenbeuge außerordentlich stark ausgeprägt. Am Kopfe tritt das Mittelhirn kräftig hervor. Die durchsichtige Decke des 4. Ventrikels ist scharf ausgeprägt. Am vorderen Teil des Kopfes erkennen wir das Riechgrübchen, im hinteren Kopfgebiet über dem Hyoïdbogen das nunmehr abgeschlossene Ohrbläschen, an welchem ein Ductus



Erklärung der Figur 28. **Hatteria punctata** (Tuatara).

Alle Figuren mit Ausnahme von Fig. f_1 und g_1 nach DENDY (A. L. III_8, 1899); Fig. f_1 und g_1 nach noch nicht veröffentlichten Originalen von SCHAUINS-

land. Vergr. Fig. c, d, f_1 und g_1 10:1; alle übrigen 5:1. Die Figuren c und d stellen denselben Embryo dar, ebenso h und i.

All. Allantoisanlage. *Am.O.* Oeffnung des Amnion. *A.P.* Area pellucida. *Au.* Ohrgrübchen. *B.I.* Blutinseln. *B.P.* Blastoporus. *C.n.* Canalis neurentericus. *Ep.* Anlage der Epiphyse. *H.* Herz. *H.E.* hintere Extremität. *Leb.* Leberanlage. *M.H.* Mittelhirn. *Pr.S.* Primitivstreifen. *Pro.Am.* Proamnion. *V.E.* vordere Extremität. *W.L.* Wolff'sche Leiste.

endolymphaticus aufgetreten ist. Am Mandibularbogen ist der Oberkieferfortsatz deutlich geworden. Unter dem Herzwulst schimmert die Leberanlage (*Leb.*) durch. Das untere Körperende beginnt sich dem Kopfe entgegen zu biegen. Vordere und hintere Extremität sind angelegt und durch die Wolff'sche Leiste verbunden.

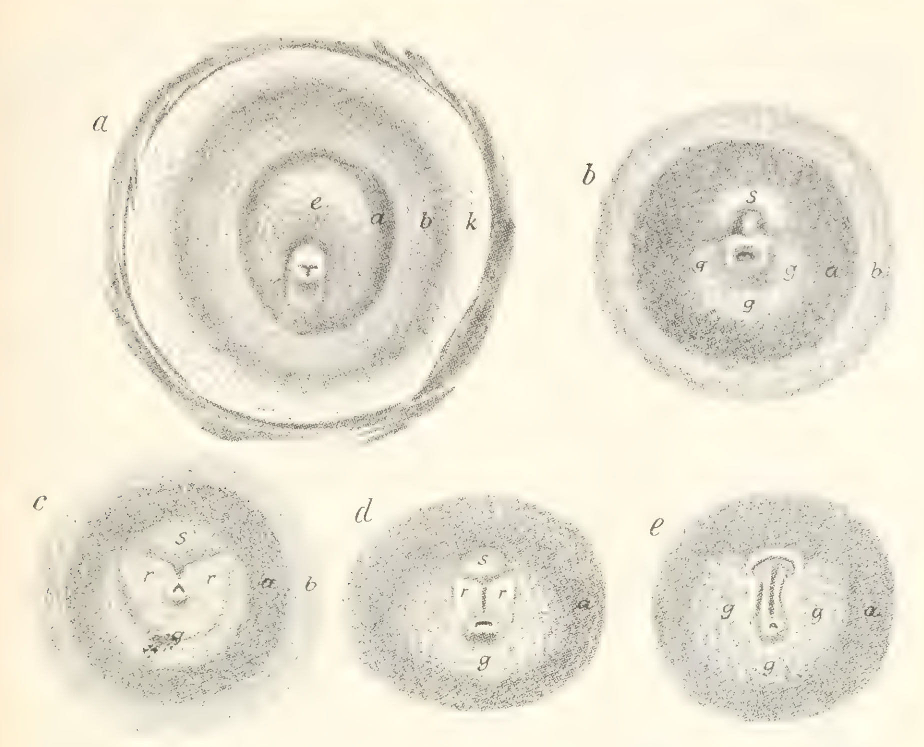
In Fig. 28 g hat sich der Kopf wieder etwas aufgerichtet und die Nackenbeuge ist dadurch geringer geworden. Am Kopfe hat sich die Epiphysenanlage (*Ep*) gebildet, das caudale Ende des Embryonalkörpers beginnt sich aufzurollen, und zwar legt es sich, wie auch bei den sonst abgebildeten Embryonen von Hatteria an die linke Seite des Körpers. Die Figg. 28 h und i endlich stellen den gleichen Embryo dar; ich weise hier bei Fig. 28 h nur auf die Weiterbildung der Extremitäten hin und darauf, daß der Hyoïdbogen die hinteren Kiemenbogen überwachsen hat. Fig. 28 i zeigt, daß die Gesichtsbildung, im Prinzip wenigstens, ebenso erfolgt, wie bei den anderen Reptilien. Die Figg. 28 f_1 und g_1, welche ich Schauinsland verdanke, entsprechen etwa den Stadien f und g, lassen uns aber viel reicheres Detail erkennen.

C. Saurier. Von den Sauriern wollen wir eine Entwickelungsreihe von Lacerta agilis und eine solche der fußlosen Anguis fragilis betrachten. Eine Abbildung der gleichfalls fußlosen Seps chalcides nach Nicolas sei den Abbildungen von Anguis fragilis angereiht.

Fassen wir zunächst einige Figuren nach Strahl ins Auge. Dieselben sollen uns zeigen, wie die Embryonalanlage von Lacerta agilis in dem Blastoderm liegt, und wie sie sich allmählich dagegen absetzt. Wir folgen hierbei möglichst den Strahl'schen Schilderungen. An dem Blastoderm, Fig. 29 a, unterscheidet man eine innere ovale Scheibe (*e*), Kupffer's Embryonalschild. Der Embryonalschild ist an seinen Rändern nicht scharf abgesetzt und tritt in seinen vorderen Teilen etwas mehr hervor als in den hinteren. Im hinteren Teile der Keimscheibe liegt inmitten einer verdickten, ebenfalls ovalen Stelle, die annähernd die Ausbreitung des Mesoderms im Flächenbilde angiebt, die obere Eingangsöffnung zum Canalis neurentericus. Dieselbe besteht in einem zur Längsachse des Embryonalschildes senkrecht gestellten Spalt, an den sich nach hinten ein Ausläufer anschließt, so daß das Ganze T-förmig erscheint.

Der Embryonalschild ist umgeben von einem im Flächenbilde nicht immer gleichmäßig hervortretenden, bei auffallendem Lichte dunkleren Hofe (*a*), der nach außen in einen helleren Hof (*b*) übergeht. Bei der vom Dotter abgehobenen Keimscheibe tritt der Unterschied der Höfe *a* und *b* bei weitem nicht so klar hervor; in manchen Fällen sind dieselben jedoch durch eine im Flächenbilde als feiner Ring erscheinende Entodermverdickung voneinander getrennt. Der äußere Hof (*b*) setzt sich noch weiter nach außen allmählich in den Keimwall (*k*) fort.

An dem Blastoderm Fig. 29 b tritt die Embryonalanlage deutlicher hervor, da die ganze Keimscheibe jetzt verhältnismäßig dünner ist als früher. In der Figur ist nur der dunkle Hof *a* vollständig wiedergegeben, von



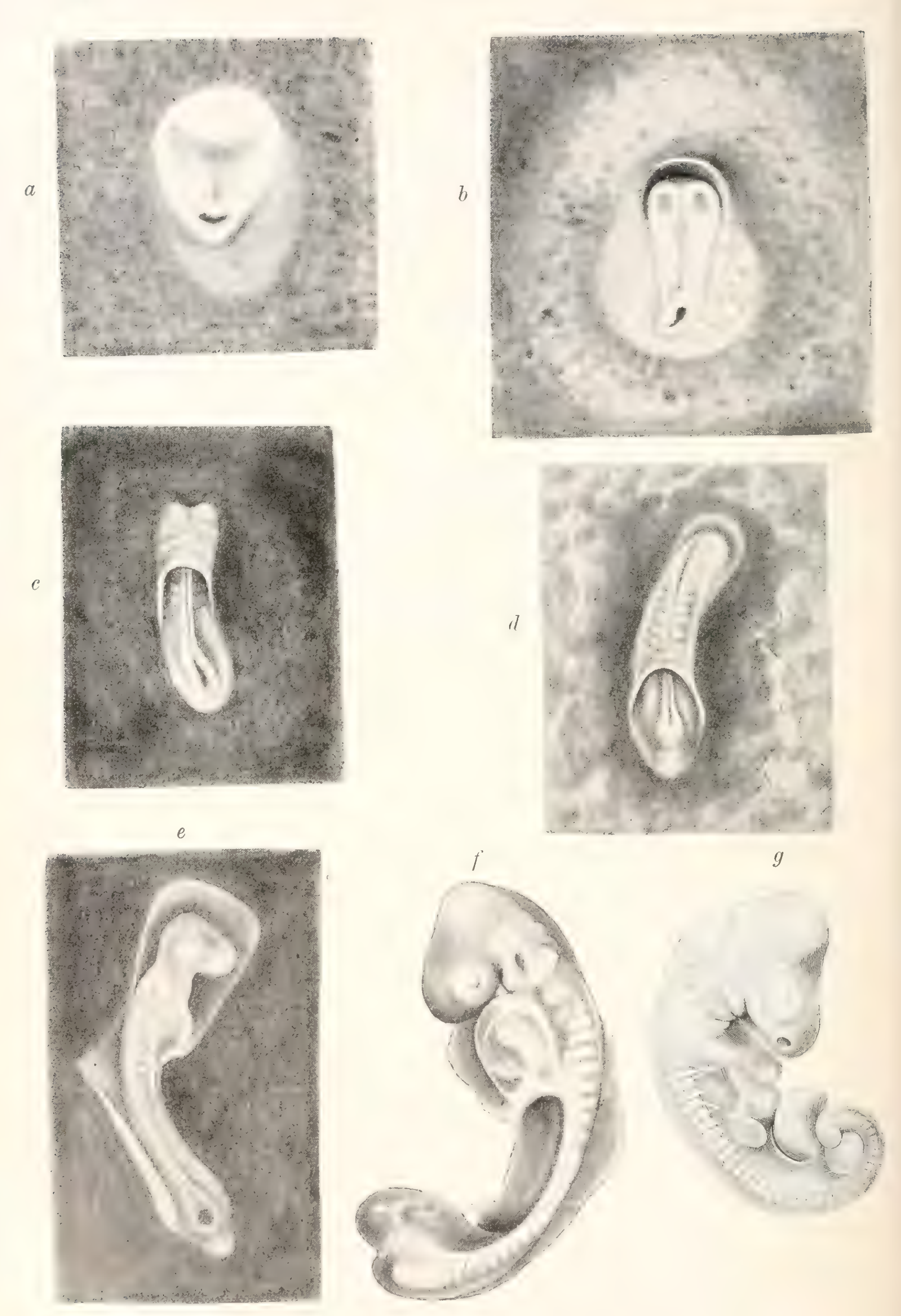
Erklärung der Figur 29. Lacerta agilis (a) nach STRAHL (A. L. III_8, 1884*). Vergr. aller Figuren (a—f) ca. 10 : 1.

a innerer dunkler Hof, *b* äußerer hellerer Hof der intermediären Zone. *e* Embryonalschild. *g* Gefäßhof. *k* Keimwall. *r* Rückenwülste. *s* halbmondförmige Scheibe (KUPFFER's Hirnplatte), welche vorn die Embryonalanlage abschließt.

dem helleren ihn umgebenden nur ein schmaler Saum. An der Embryonalanlage unterscheidet man einen die obere Eingangsöffnung des Canalis neurentericus umgebenden Wulst, von diesem setzt sich nach den Seiten und nach hinten eine ovale oder rundliche Platte (*g*) fort, welche bei durchfallendem Lichte dünner als der genannte Wulst, aber dicker als die Keimscheibe weiter außen erscheint. Diese rundliche Platte zeigt im Flächenbilde die Ausbreitung des Mesoderms nach hinten und den Seiten an, sie stellt die erste Anlage des Gefäßhofes dar.

Der Zellenwulst um die dorsale Oeffnung des Canalis neurentericus ist nach vorn von dieser in der Medianlinie leicht eingebuchtet, sein vorderer Rand entspricht derjenigen Stelle, an welcher sich an der Entodermseite die ventrale Mündung des Kanals befindet. Aus der Einbuchtung des Wulstes setzt sich nach vorn ein schmaler Strang fort, der seitlich ziemlich scharf begrenzt ist und nach vorn ohne scharfe Grenze in eine halbmondförmige Platte (*s*) verläuft, welche die vordere Grenze der Embryonalanlage bildet.

In Fig. 29 c treten Embryonalanlage und Gefäßhof deutlich hervor. Die dorsale Eingangsöffnung des Canalis neurentericus ist nicht sehr groß, sie ist in der Mitte winklig geknickt, derart, daß der Scheitel des Winkels nach vorn sieht. Nach vorn von derselben liegen die beiden breiten Rückenwülste (*r*), welche eine kurze Rückenfurche einschließen.



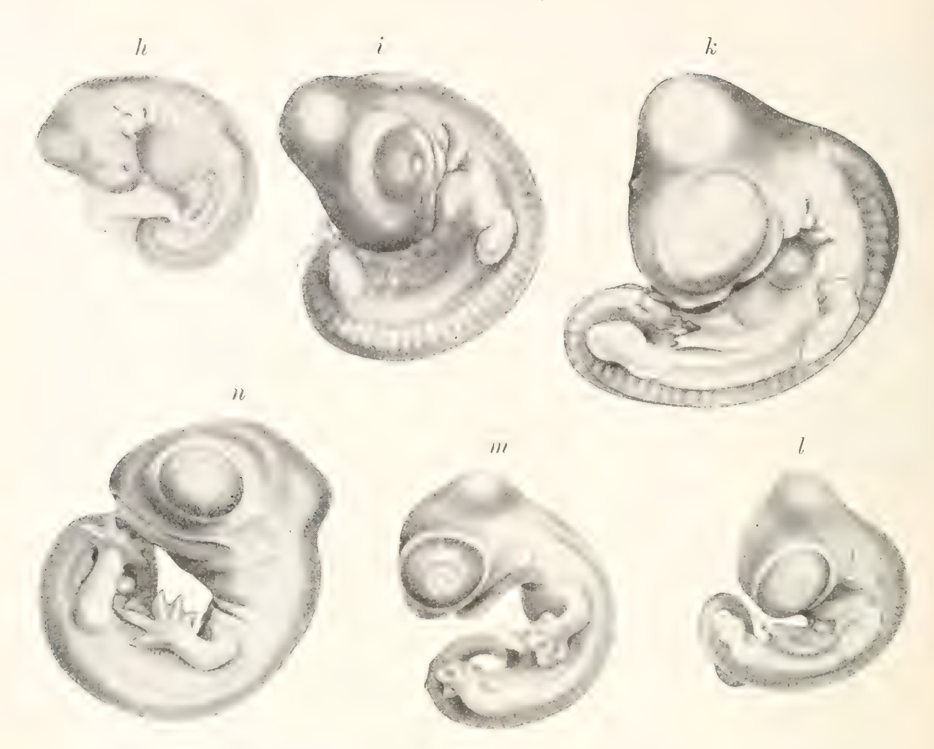
Erklärung der Figur 30. Lacerta agilis (b). Fig. a—f nach Peter, Fig. g nach Nicolas. Vergr. Fig. a—g 20 : 1.

Die Rückenfurche erreicht caudal die Oeffnung des Canalis neurentericus nicht. Nach den Seiten und nach hinten verlieren sich die Rückenwülste gegen den Gefäßhof. Den Abschluß nach vorn bildet eine breite, halbmondförmige Scheibe (*s*), gegen welche die Rückenwülste in zwei schräg von medial und hinten nach lateral und vorn verlaufende Linien enden.

In Fig. 29 d gewinnt die Embryonalanlage wieder mehr Gestalt. Die zwischen breiten Rückenwülsten gelegene Rückenfurche ist bereits ziemlich lang, doch erreicht sie caudal die dorsale Oeffnung des Canalis neurentericus nicht. Die Rückenwülste enden nach vorn in schräge, einen nach vorn offenen Winkel bildende Linien, vor denselben schließt eine schmale Scheibe (*s*) die Embryonalanlage ab. Die dorsale Oeffnung des Canalis neurentericus ist nicht winklig geknickt, sondern zeigt seitlich nur zwei leicht abgebogene Enden.

Bei Fig. 29 e sehen wir, daß die Embryonalanlage sich schon beträchtlich gestreckt hat, die Rückenwülste sind auch seitlich gut abgegrenzt. Das vordere Ende des Embryo beginnt sich eben nach der ventralen Seite umzubiegen. Die Rückenfurche, welche im übrigen die ganze Embryonalanlage durchzieht, erreicht die dorsale Eingangsöffnung des Canalis neurentericus nicht. Diese ist klein und bildet einen nach hinten offenen Bogen; sie ist von einem verdickten Rande umgeben. Ursegmente konnte Strahl bei diesem Embryo weder bei auffallendem Lichte noch an dem durchsichtig gemachten Objekt bei durchfallendem Lichte erkennen. Der Gefäßhof (*g*) tritt an dem Blastoderm außerordentlich deutlich hervor, er umgiebt die Embryonalanlage hinten und an den Seiten, nach vorn aber, im ganzen Bereich der Kopfscheide, fehlt er.

Der Embryo a der Fig. 30 steht dem Embryo d der vorigen Figur (29 d) sehr nahe, der Embryo b steht zwischen den Embryonen d und e der vorigen Figur. Sie geben einen Beweis dafür, wie stark die Gestalt der dorsalen Oeffnung des Canalis neurentericus variiert. Von dem in Fig. 30 c abgebildeten Embryo kommt eigentlich nur der caudale Teil zur Geltung; das vordere Ende ist vom Amnion bedeckt und dazu noch nach der ventralen Seite umgebogen. Man erkennt an der Abbildung, daß die Medullarwülste sich eine ganze Strecke dicht aneinander gelegt haben, und daß eine Anzahl von Ursegmentpaaren gebildet ist. In der Fig. 30 d hat der Verschluß des Amnions und die Abbiegung des vorderen Endes des Embryos noch weitere Fortschritte gemacht. Die Zahl der Ursegmente hat zugenommen. Die Medullarwülste liegen auch am caudalen Ende aneinander. Am hinteren Ende des Embryos erkennt man die erste Anlage der Allantois. In Fig. 30 e sehen wir einen etwas weiter entwickelten Embryo im Profil. Wir erkennen die Gehirngliederung, eine deutliche Scheitelbeuge und die Gehörgrübchen. Die Herzbeutelhöhle ist deutlich zu erkennen. Am caudalen Ende des Embryos sehen wir jetzt die Medullarwülste wieder klaffen. Die Anlage der Allantois ist deutlicher geworden. In Fig. 30 f hat die Scheitelkrümmung zugenommen. Der ganze Embryo beginnt sich über die ventrale Seite zu biegen, wobei schon jetzt eine gewisse Abweichung von der Symmetrieebene hervortritt. Im Kopfgebiet erkennen wir die Anlage der Linse. Das Dach des 4. Ventrikels ist durchsichtig, und im Gebiet des Nachhirnes sehen wir die Neuromeren. Der 1. und 2. Kiemenbogen (d. h. Mandibular- und Hyoïdbogen) sind angelegt. Ueber dem Hyoïdbogen erkennen wir das Ohrbläschen, das noch durch eine kleine Oeffnung mit der Außenwelt in Beziehung steht. Durch den ziemlich großen Herzbeutel schimmert das Herz hindurch. In Fig. 30 g



Erklärung der Figur 31. Lacerta agilis (c) nach Peter. Fortsetzung zu Figur 30. Vergr. Fig. h, i, k 10 : 1, Fig. l, m, n 5 : 1.

ist ein Embryo von der rechten Seite dargestellt. Die Zusammenkrümmung des Embryos hat bedeutende Fortschritte gemacht. Am Kopfe sehen wir die Nasengrübchen sehr deutlich. Die über dem Hyoïdbogen gelegenen Ohrbläschen sind völlig abgeschlossen. Der 3. und der 4. Kiemenbogen sind angelegt. Am Rumpfe sehen wir die Anlage der vorderen Extremität. Der Schwanz beginnt sich aufzurollen und umgiebt das kleine Allantoisbläschen. Gegen die Kiemenbogenregion und gegen die Extremitätenanlage hin sieht man Fortsätze von den Myotomen auswachsen. Ein wenig weiter ist der Embryo Fig. 31 h entwickelt, bei dem man im Kopfgebiet die Epiphysenanlage erkennt. Auch die hinteren Extremitäten sind bei ihm gebildet und mit den vorderen durch die Wolff'sche Leiste verbunden. Bei dem Embryo Fig. 31 i ist die Zusammenkrümmung des Embryos so ziemlich auf ihrem Höhepunkt angelangt. Dabei tritt eine deutliche Nackenbeuge noch gar nicht in die Erscheinung. Die Entwickelung der Augen und des Zwischenhirns haben auffallende Fortschritte gemacht. Die vorderen Extremitäten beginnen sich zu gliedern. In Fig. 31 k sehen wir die Zusammenkrümmung des Rumpfes über die ventrale Seite wieder abnehmen, doch hat sich jetzt eine deutliche Nackenbeuge herausgebildet. Der 3. und der 4. Kiemenbogen treten in die Tiefe. Am Rumpfe machen sich für die Gestaltung neben dem Herzen auch die Leber und die Urniere geltend. Auch die hinteren Extremitäten sind gegliedert. In Fig. 31 l machen die Streckung des Rumpfes Fortschritte, während der Schwanzteil des Embryos sich stark aufrollt.

Die Nackenbeuge ist noch deutlich zu erkennen, der Kopf ruht auf dem Herzbeutel. Bei Fig. 31 m hat der Kopf sich vom Herzen erhoben und aufgerichtet, die Nackenkrümmung ist verschwunden. Auf den großen Augen erkennt man die kleinen Papillen, vergängliche Gebilde, die wir auch bei Vogelembryonen wiederfinden werden (vergl. Nussbaum, M., 1901). Die Anlage des Trommelfelles tritt hervor; die Finger und Zehenstrahlen sind angelegt, aber noch durch Schwimmhäute verbunden.

In Fig. 31 n werden Finger und Zehen mehr und mehr frei.

Wenden wir uns jetzt zu Anguis fragilis und betrachten die Fig. 32. Wir erkennen, daß die Figg. 32 a und b entsprechend weit entwickelten Lacertaembryonen (e und f in Fig. 30) recht ähnlich sind. Ich hebe bei Fig. 32 a die Scheitelbeuge und das Fehlen der Nackenbeuge hervor. Man erkennt die primären Augenblasen. 3 Kiemenbogenanlagen sind deutlich, dorsal vom Hyoïdbogen ist das Ohrgrübchen angelegt, ventral von den Kiemenbogen sehen wir den Herzbeutel. Bei Fig. 32 b hat die Scheitelbeuge beträchtlich zugenommen, eine ausgesprochene Nackenbeuge ist aber noch nicht da. Die Linse ist angelegt und 4 Kiemenbogen sind kenntlich. Am caudalen Ende des Embryos sehen wir ein zierliches Allantoisbläschen. Der Embryo Fig. 32 c zeigt eine ausgesprochene Nackenbeuge. Die Nasengrübchen und die Epiphyse sind angelegt. Man erkennt einen 4. Kiemenbogen und am Mandibularbogen den Oberkieferfortsatz. Das Auge mit der Linsenanlage sieht sehr eigentümlich aus. Die Decke des 4. Ventrikels ist durchsichtig, über dem Hyoïdbogen liegt das Ohrbläschen, an dem die Anlage des Ductus endolymphaticus auffällt. Das Schwanzende des Embryos macht Anstalten sich aufzurollen.

In der Fig. 32 d tritt das inzwischen beträchtlich gewachsene Auge deutlich hervor, doch müssen wir es jetzt und in späteren Stadien, verglichen mit den Augen, entsprechender Stadien von Lacertaembryonen, als klein bezeichnen. Das Bemerkenswerteste am Embryo Fig. 32 d ist die Anlage der vorderen Extremität, die ja vor noch nicht langer Zeit durch Born (1883) entdeckt wurde. Sonst bleibt außer der kräftigen Nackenbeuge und der stark gewachsenen, den Embryo teilweise verdeckenden Allantois die Anlage des Geschlechtsgliedes an der Wurzel des sich aufrollenden Schwanzes hervorzuheben. Fig. 32 e zeigt etwa das gleiche Entwickelungsstadium von Anguis fragilis mit aufgerichtetem Kopfe, um die Nasenanlage und die Kiemenbogen zu zeigen, welche beim Embryo Fig. 32 d durch die Allantoisanlage verdeckt waren. In der Nasenanlage erkennt man als ein kleines, scharf begrenztes, medial gelegenes Grübchen ganz deutlich die Anlage des Jacobson'schen Organes. Bemerkenswert ist, wie weit noch die Nasengrübchen von der Mundbucht entfernt sind. Im Kiemenbogengebiet sehen wir, wie der Hyoïdbogen den 3. und 4. Kiemenbogen zu überwachsen beginnt. Bei der Fig. 32 f kann man die Anlagen der vorderen Extremitäten noch erkennen; in der Fig. 32 g erscheinen sie spurlos verschwunden. Bei dem Embryo Fig. 32 f hat sich das spiralig aufgewundene Schwanzende an die linke Körperseite gelegt, bei Fig. 32 g auf die rechte.

Die Anlagen der Geschlechtsglieder sind von Fig. 32 d an bei allen Figuren zu erkennen. Während Fig. 32 f noch eine sehr ausgesprochene, Fig. 32 g noch eine deutliche Nackenbeuge aufweist, ist dieselbe bei Fig. 32 h nicht mehr zu erkennen.

Trotzdem der Embryo in Fig. 32 h schon sehr schlangenähnlich aussieht, fällt noch der obere, etwas aufgetriebene Teil des Rumpfes auf,

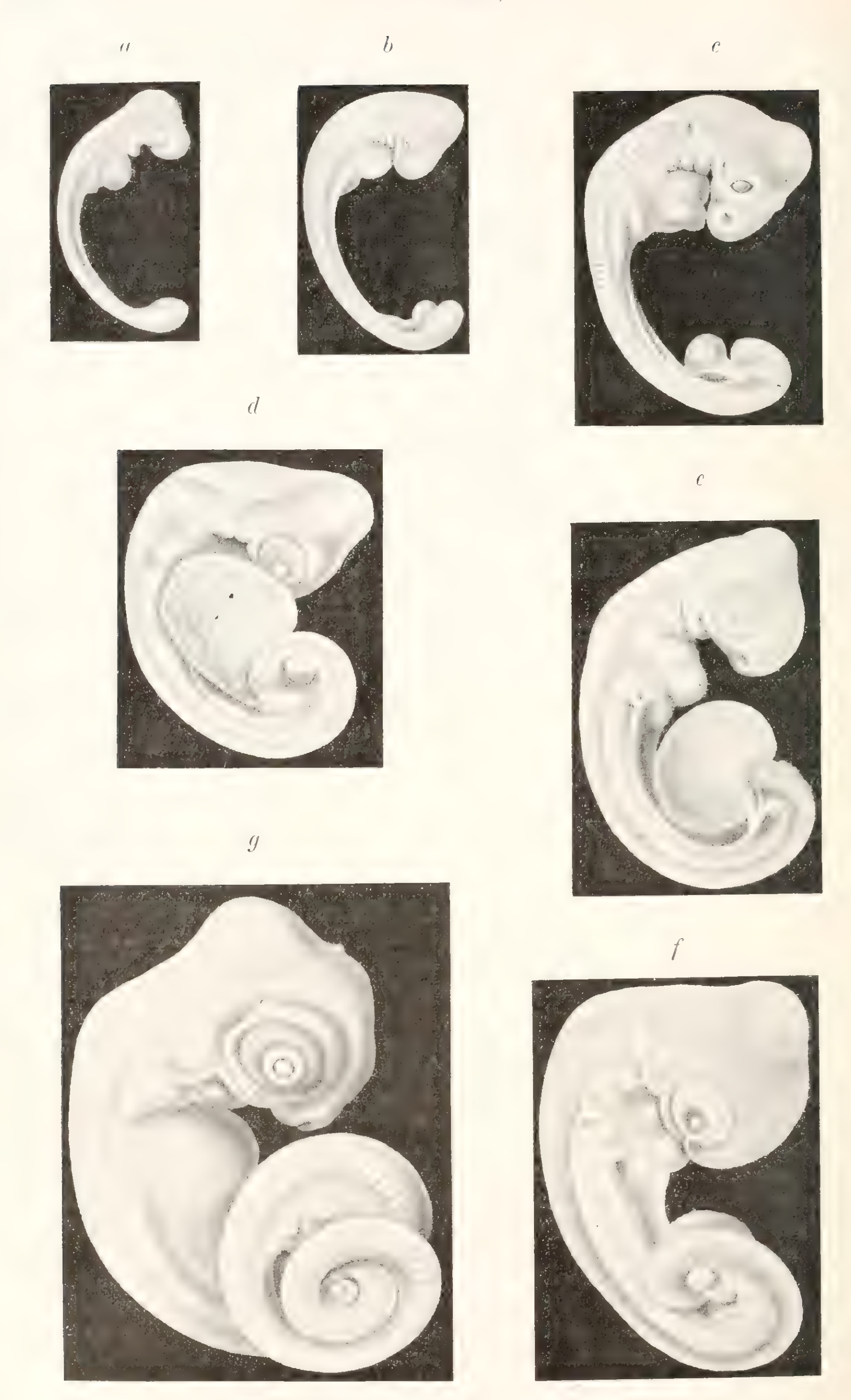


Fig. 32. Anguis fragilis.

h



α



Erklärung der Figur 32. Fig. a—h Anguis fragilis nach NICOLAS. Vergr. Fig. a—g 10:1; h 5:1. — Fig. α. Seps chalcides nach NICOLAS. Vergr. 10:1.

der das Herz birgt, und gegen den sich der Kopf wie mit einem Halse absetzt. Wenn wir den Embryo 32 h von Anguis fragilis mit dem Embryo m von Lacerta vergleichen (Fig. 31), so fallen natürlich zuerst die Unterschiede in der Ausgestaltung des Rumpfes auf, aber auch die Köpfe sind bei allen gemeinsamen Zügen doch recht verschieden und zwar wird diese Verschiedenheit wesentlich durch die Differenz in der Größe der Augen und des Zwischenhirnes, welche ja damit zusammenhängt, bedingt.

Den Embryonen von Anguis gliedere ich als Fig. 32 α einen Embryo der gleichfalls fußlosen Seps chalcides nach NICOLAS an. Auch dieser Embryo zeigt die Anlage einer oberen Extremität. Er ähnelt aber im allgemeinen den Embryonen von Lacerta agilis viel mehr als denen von Anguis, und ich bitte ihn mit den Embryonen g in Fig. 30 und h in Fig. 31 zu vergleichen.

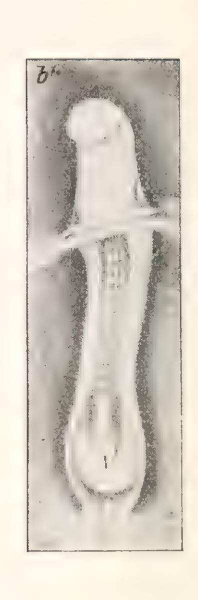
D. Chelonia. Wir verfolgen hier die Körperausgestaltung der Schildkröten an der Hand von Abbildungen, welche entweder einer Arbeit MITSUKURI's (1896) entlehnt sind, oder welche dieser Autor mir freundlichst als Originale zur Verfügung stellte; zugleich verweise ich aber auf die Arbeiten von RATHKE (A. L. III_8, 1848) und AGASSIZ (A. L. III_8, 1857).

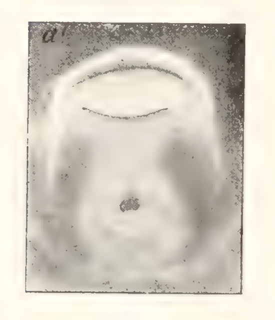
Die Figg. 33 a, a_1, b und b_1 zeigen dorsale und ventrale Ansichten von Embryonen von Chelonia caouana.

Der Embryo Fig. 33 a, a_1 ist dem Ei $9^1/_2$ Tage nach der Eiablage entnommen. Das craniale Ende des Embryos hat sich schon nach der ventralen Seite umgebogen, so daß es sich in der Ventralansicht als eine quere Leiste deutlich abhebt, durch diese Leiste ist das vordere Ende des Darmes begrenzt. Die vordere Amnionfalte beginnt sich eben zu erheben, bedeckt aber den Kopf noch nicht. Die Medullargrube ist bis auf die hintere Kopfgegend sehr eng, ebendort erheben sich auch die Medullarwülste am höchsten. Die dunkle Linie in der Mitte wird hauptsächlich durch die Chorda verursacht. In der hinteren Region des Embryonalschildes liegt ein Knopf, der ventral deutlich in die Erscheinung tritt. Dieser Knopf entsteht direkt aus dem Primitivknopf, durch ihn geht der Canalis neurentericus (blastoporic passage, MITSUKURI), dessen dorsale Oeffnung jetzt hufeisenförmig ist. Die Zellmasse, welche von vorn her









Erklärung der Figur 33. Chelonia caouana nach Mitsukuri (1896).

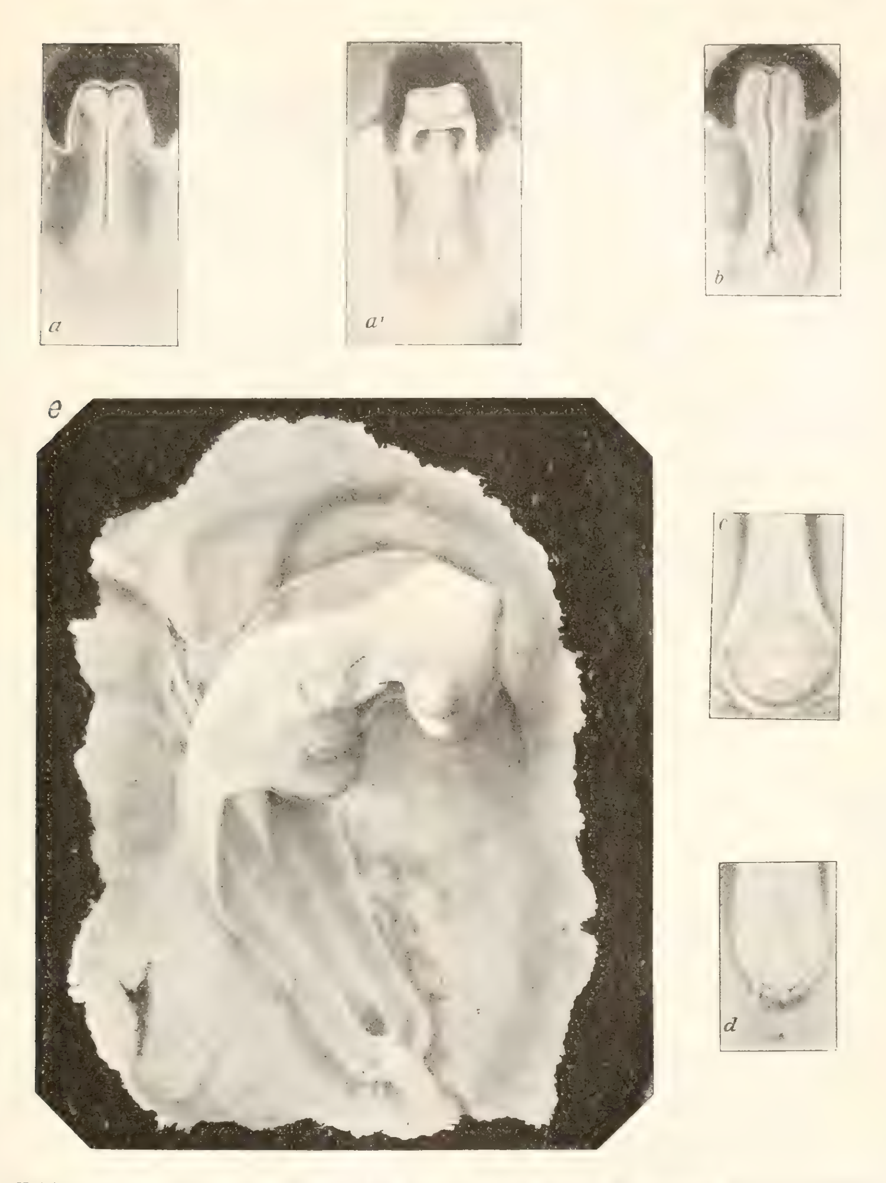
Vergr. Zeiss aa, Okular 2 auf $^1/_2$ = ca. 17,5 : 1. Fig. a und b Dorsalansichten. — Fig. a_1 und b_1 die gleichen Embryonen von der ventralen Seite.

durch dies Hufeisen umgriffen wird, faßt Mitsukuri als Homologon des Dotterpfropfes der Amphibien auf. Die ventrale Oeffnung des Canalis neurentericus ist rundlich.

Der Embryo der Figg. 33 b und b_1 war dem Ei $10^1/_2$ Tage nach der Eiablage entnommen. Der Embryo hat 16 Paare von Ursegmenten, das Gehirn ist gegliedert, die primären Augenblasen angelegt. Das Medullarrohr ist bis auf den Gehirnteil und das äußerste Caudalende geschlossen. Zu den Seiten des Nachhirnes erkennt man die Ohrgrübchen. Das Schwanzende des Embryos hat sich vom Blastoderm abgehoben, hinter dem Schwanzende erkennt man sowohl in der Dorsalansicht als von der ventralen Seite die letzten Reste jener Bildung, welche Mitsukuri als Homologon des Dotterpfropfes der Amphibien anspricht, sie erscheint als kleiner weißer Fleck in beiden Abbildungen. In der Ventralansicht tritt auch die untere Oeffnung des Canalis neurentericus als ein kleiner Schlitz gut hervor. Bemerkenswert ist, daß das Amnion zwar noch nicht den ganzen Embryo bedeckt, daß aber seine seitlichen Falten rechts und links eine ganze Strecke über das Embryonalgebiet hinausgehen.

Die übrigen hier wiedergegebenen Schildkrötenembryonen stellen Embryonen von Trionyx japonicus dar, und zwar stehen die in den Figg. 34 a—d dargestellten Embryonen zwischen den beiden oben besprochenen Embryonen von Chelonia cacuana; e stellt ein wesentlich älteres Stadium dar.

In Fig. 34 a und a_1 ist ein Trionyxembryo von der dorsalen und ventralen Seite dargestellt, der dem Ei $3^1/_2$ Tage nach der Eiablage



Erklärung der Figur 34. Trionyx japonicus nach MITSUKURI (a—d) (1896). Vergr. Fig. a—d ZEISS AA, Okular 2 auf $^1/_3$ = ca. 17 : 1; Fig. e 15 : 1. Die Figuren a—d fügen sich ihrem Entwickelungsgrad nach zwischen die Figuren a und a_1 und b und b_1 von Chelonia caouana.

entnommen wurde. Der Gehirnteil der Medullaranlage zeigt sich ausgesprochen verbreitert, in der Ventralansicht sieht man, daß eine deutliche vordere Darmbucht gebildet ist. Das Amnion beginnt eben den Kopf zu bedecken, die Medullarfalten treten bis auf das hinterste Ende deutlich hervor und sind weit offen. Nach MITSUKURI werden die Medullarfalten zuerst in der caudalen Region des Kopfes deutlich; von dort

f

g

h

i

Erklärung der Figur 35. Trionyx japonicus nach Mitsukuri.

Fig. f stellt einen Embryo 22 Tage nach der Eiablage dar. Vergr. 10 : 1. — Fig. g 30 Tage nach der Eiablage. Vergr. 10 : 1. — Fig. h 29 Tage nach der Eiablage. Vergr. 7,5 : 1. — Fig. i 39 Tage nach der Eiablage.

wachsen sie nach hinten und nähern sich dem Primitivwulst, den man jetzt besser Endwulst (terminal knob) nennen soll; hier weichen sie auseinander und bilden einen Sinus rhomboïdalis. Wenn sie die Zellmasse, welche MITSUKURI als Dotterpropf auffaßt, erreicht haben — ein solches Stadium zeigt Fig. 34 b bei einem Embryo, der 4 Tage nach der Eiablage dem Ei entnommen ist — umgreifen die Medullarwülste den Dotterpropf MITSUKURI'S.

Im übrigen ist von Fig. 34 b noch zu bemerken, daß das Amnion beginnt, den Kopf zu bedecken. Der Embryo, dessen caudales Ende in der Ansicht von der dorsalen Seite in der Fig. 34 c dargestellt ist, wurde $8^1/_2$ Tage nach der Eiablage dem Ei entnommen. Er hatte 10 Ursegmentpaare und ist bis auf das allerhinterste Ende vom Amnion bedeckt. Fig. 34 d stellt das caudale Ende eines Embryos, der $10^1/_2$ Tage nach der Eiablage dem Ei entnommen wurde, in dorsaler Ansicht dar. Der Embryo hatte 15 Ursegmentpaare, er war ganz vom Amnion bedeckt, das sich nach hinten noch etwas über ihn hinaus erstreckte. Die Schwanzknospe ist angelegt. Die Figg. 34 c und d zeigen die weiteren Schicksale, welche MITSUKURI'S Dotterpropf hat. Er wird nicht, wie es nach Fig. 34 b scheinen sollte, in die Medullaranlage aufgenommen, sondern das caudale Ende des Medullarrohres schließt sich vor ihm. Fig. 34 e zeigt einen Embryo, der $13^1/_2$ Tage nach der Eiablage dem Ei entnommen wurde. Man erkennt eine ausgeprägte Scheitel- und Nackenbeuge. Die verdünnte Decke des 4. Ventrikels tritt deutlich hervor. Im Auge ist die Linsenanlage erschienen; 3 Kiemenbogen sind deutlich; über dem Hyoïdbogen erkennt man das Ohrbläschen, an dem die Anlage eines Ductus endolymphaticus deutlich zu werden beginnt. Ventral von den Kiemenbogen liegt die Herzanlage. Das caudale Ende des Embryos ist von der Allantoisanlage überragt.

Bei dem Embryo Fig. 35 f ist Scheitel- und Nackenbeuge stark ausgesprochen, der Rumpf selbst ist gestreckt und wird von einem kräftigen Schwanze überragt. Die Extremitäten sind angelegt. Aus dem Leibe ragt das Allantoisbläschen hervor; am Kopfe erkennt man die Riechgruben; 5 Kiemenbogen sind deutlich, am 1. ein Oberkieferfortsatz. Ueber dem Hyoïdbogen schimmert das Ohrbläschen mit dem Ductus endolymphaticus durch.

Der Embryo g (Fig. 35) hat eine außerordentlich starke Nackenbeuge. Man erkennt den 3. und 4. Kiemenbogen noch, doch sind sie bereits in die Tiefe gedrängt und werden vom Hyoïdbogen überlagert. Um die Stelle der äußeren Ohröffnung haben sich einige eigentümliche Wülste herausgebildet. Oberhalb derselben sieht man das Ohrbläschen mit dem Ductus endolymphaticus durchschimmern. Rumpf und Schwanz sind noch nicht deutlich gegeneinander abgesetzt; die Anlage des Rückenschildes wird deutlich. Vordere und hintere Extremitäten haben deutliche Endplatten und sind gegliedert.

Beim Embryo h (Fig. 35), der 29 Tage nach der Eiablage dem Ei entnommen wurde, hat sich der Kopf beträchtlich aufgerichtet, und es hat sich ein deutlicher Hals herausgebildet. Immerhin ist aber die Nackenbeuge noch gut zu erkennen. Die Extremitäten sind nicht viel weiter ausgebildet als beim vorigen Embryo, dagegen ist der Schwanz deutlicher gegen den Rumpf abgesetzt, und die Ausbildung des Rückenschildes hat Fortschritte gemacht.

In Fig. 35 i endlich ist schon die typische Schildkrötengestalt herausgebildet, wenn auch Kopf und Hals dem Rumpf gegenüber sehr groß sind. Die Nackenbeuge hat sich ganz zurückgebildet. An den Augen erkennt man die eigentümlichen vergänglichen Papillen (Nussbaum, M., 1901). Eine deutliche Schnauze ist zur Ausbildung gekommen. Die Rippenanlagen sind deutlich zu erkennen. Die Endplatten der Extremitäten gliedern sich in die Finger- und Zehenstrahlen, doch sind die Anlagen von Fingern und Zehen noch durch Schwimmhäute verbunden. Ueber die Blutgefäße, welche man durch den Embryonalkörper durchschimmern sieht, zu berichten, ist hier nicht der Ort.

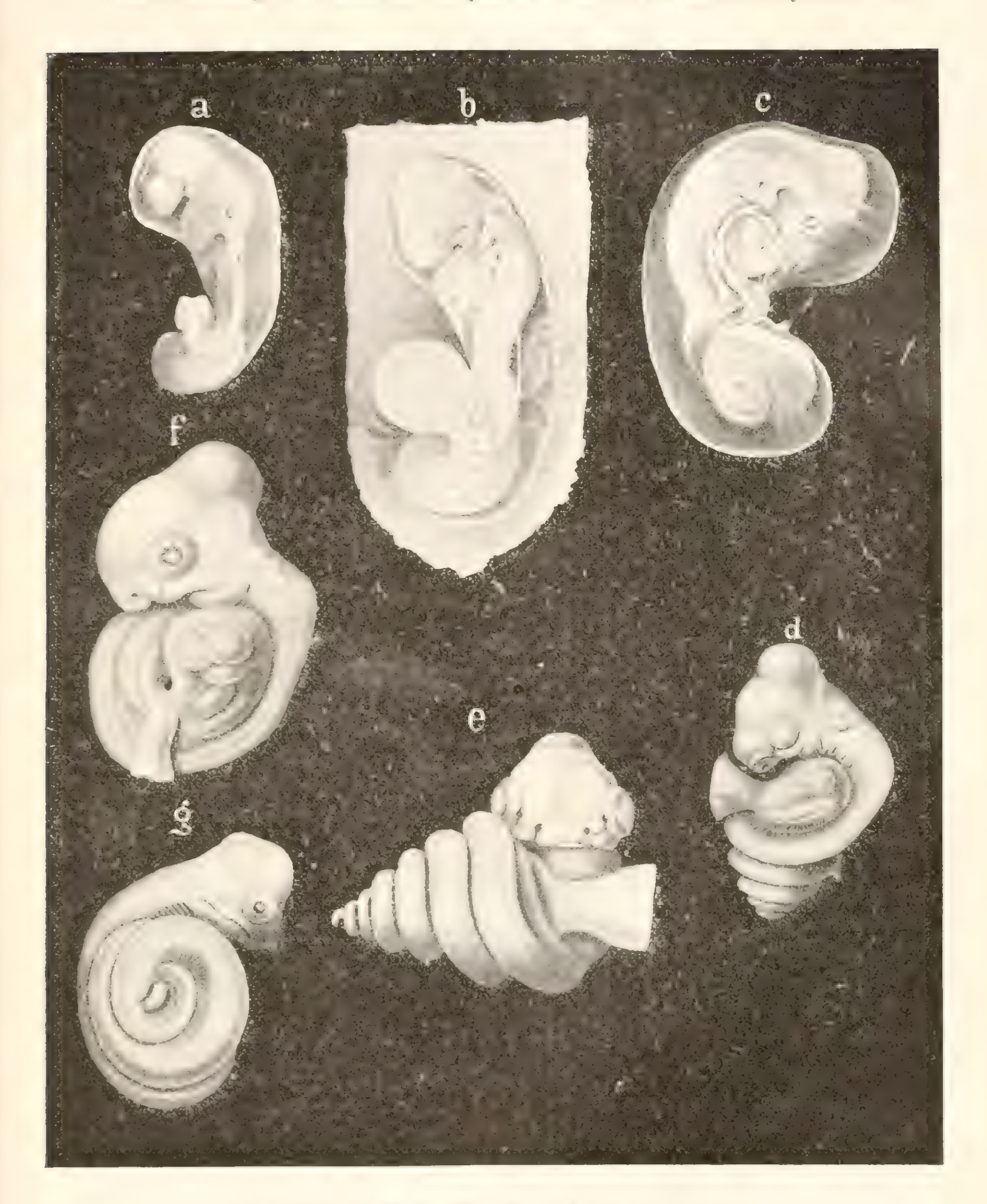
E. Schlangen. Als Beispiel für die Entwickelung der Schlangen mögen eine Reihe von Natterembryonen dienen. Von den hier gegebenen Abbildungen sind die Figg. 36 a, b, c nach Originalen von G. Wetzel, d—g nach Abbildungen des berühmten Rathke'schen Werkes (A. L. III_8, 1839) hergestellt. Die erste Entwickelung der Schlangen zeigt durchaus den Typus der Reptilienentwickelung und noch der jüngste abgebildete Embryo Fig. 36 (a) dürfte für jemand, der sich nicht ganz speciell mit Reptilienentwickelung beschäftigt hat, schwer von anderen Reptilienembryonen zu unterscheiden sein.

Wir sehen an dem Embryo eine sehr ausgesprochene Scheitel- und Nackenbeuge. Die Anlage des primären Augenbläschens tritt deutlich hervor, ebenso der Mandibularbogen, unter dem wir eine Kiemenöffnung erblicken. Das dorsal von derselben gelegene Ohrgrübchen ist noch offen. Dorsal von dem S-förmig gekrümmten Herzschlauch treten die Grenzen der Ursegmente deutlich hervor. Die Allantois ist noch recht klein.

Bei dem Embryo Fig. 36 b hat sich der Kopf noch weiter nach vorn übergebeugt und berührt den Herzbeutel. Man erkennt deutlich die sekundäre Augenanlage mit Chorioïdealspalte und Linsenanlage. Drei Kiemenbogen und die entsprechenden Kiemenfurchen sind angelegt. Dorsal von dem 2. Kiemenbogen, dem Hyoïdbogen, schimmert das nunmehr geschlossene Hörbläschen durch. Das Dach des 4. Ventrikels ist durchscheinend und wir erkennen vor dem Ohrbläschen in der Seitenwand des Nachhirnes sehr deutlich die Neuromeren. Das caudale Ende des Körpers macht Anstalt sich aufzurollen, die Allantois ist ein ganz stattliches Bläschen. Besonders aufmerksam zu machen ist auf eine Einziehung an der dorsalen Seite des Rumpfes, die in etwas älteren Stadien noch stärker ausgeprägt ist und bei Natterembryonen in typischer Weise aufzutreten scheint.

Von der rechten Seite und umhüllt vom Amnion ist der Embryo Fig. 36 c dargestellt; er zeigt die eben besprochene dorsale Einziehung des Rumpfes sehr deutlich, auch die Aufrollung des caudalen Körperendes tritt schön hervor. Am Ohrbläschen kann man die Anlage des Ductus endolymphaticus erkennen.

Bei dem Embryo Fig. 36 d fällt vor allem die spiralige Aufrollung des caudalen Körperendes ins Auge, die Nasengrube tritt deutlich hervor und man kann 4 Kiemenfurchen erkennen. Rathke bemerkt, daß dieser Embryo aus einem noch nicht gelegten, also aus der Mutter herausgeschnittenen Ei stammt. Er sagt weiter, daß im Auge (Rathke meint in der Chorioïdea, es handelt sich aber wohl sicher um das äußere Blatt der sekundären Augenblase) etwas Pigment abgelagert, eine Iris aber noch nicht zu erkennen ist.



Erklärung der Figur 36. Tropidonotus natrix.

Fig. a, b, c sind nach Originalen von G. WETZEL. — Fig. d—g nach H. RATHKE (A. L. III_8, 1839). — Vergr. Fig. a—c 10:1; Fig. d und e 5:1; Fig. f Vergr.?; Fig. g 2:1.

Herz, Leber und WOLFF'scher Körper sind durch die Körperwandungen hindurch zu erkennen. Die Leber entwickelt sich übrigens bei Schlangen und bei Reptilien überhaupt sehr viel langsamer als bei Vögeln und Säugern und dies ist neben der sehr starken Zusammen-

krümmung des Embryos ein Grund, warum der Nabel bei der Natter so viel weiter vorn liegt als bei jenen Tierklassen (Rathke, A. L. III_8, 1839).

Der Embryo Fig. 36 e ist so gelagert, daß man gerade auf die vordere Seite des Kopfes sieht. In dieser Lage tritt die Gesichtsbildung und auch die Aufrollung des Embryos sehr schön hervor. Die Nasenrinnen haben sich noch nicht geschlossen.

Fig. 36 f läßt Scheitel- und Nackenkrümmung außerordentlich stark hervortreten. Die Kiemenöffnungen sind bis auf Reste der ersten verschwunden. Der laterale Nasenfortsatz ist gegen den Oberkieferfortsatz noch durch eine ganz oberflächliche Furche abzugrenzen; da auch der mediale Nasenfortsatz sich mit dem Oberkieferfortsatz verbunden hat, ist das äußere Nasenloch schon gebildet. Der Nabel ist bereits ganz eng. An dem Herzen erkennt man die verschiedenen Abteilungen, unter dem Herzen, die Leber und die Urniere. Anlagen von Extremitäten sind bei dem Natterembryo weder jetzt noch früher oder später zu erkennen.

Einen viel weiter entwickelten Embryo zeigt zum Schlusse die Abbildung Fig. 36 g. Der Rumpf ist jetzt schon durchaus der einer Schlange, seine Windungen haben sich so aus einander gerollt, daß in der Mitte von ihnen eine Oeffnung entstanden ist, in die sich der Schwanz hinein geschlagen hat. Am Anfange des Schwanzes ist in der Abbildung die Anlage des rechten Penis zu sehen. Im Gegensatz zum Rumpf hat der Kopf sich durchaus noch nicht schlangenartig gestaltet. Die Schnauze ist kurz, die Scheitelkrümmung tritt noch stark hervor und so erscheint der Kopf im Gegensatz zu später sehr hoch. Die Nackenbeuge ist jetzt natürlich längst völlig verschwunden.

9. Vögel.

Bei der großen Bedeutung, welche die Entwickelung des Hühnchens nicht nur für die Entwickelungsgeschichte der Vögel, sondern für die Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere überhaupt gehabt hat, beginne ich hier damit, einen Ueberblick über die Körperausgestaltung des Hühnchens zu geben. Ich schließe mich dabei der Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Huhnes von Keibel und Abraham, A. L. II, 1900, an, der auch die Abbildungen entnommen sind.

Indem ich die Furchung und die Primitifstreifenbildung nicht weiter berücksichtige, wende ich mich sofort zu Stadien, bei welchen die Medullarwülste auftreten.

Der Embryo, welchen Fig. 37 a darstellt, ist nach 38 Stunden einem Ei entnommen, bei dem im Verlaufe des 1. Tages die Bebrütung auf 10 Stunden unterbrochen war, die eigentliche Dauer der Bebrütung ist demnach 28 Stunden. Der Embryo ist durchaus normal. Die erst vor kurzem deutlich gewordenen Medullarwülste umgreifen caudalwärts das vordere Ende des noch sehr langen Primitivstreifens. Im Gebiete des auch im Oberflächenbilde kenntlichen Gefäßhofes findet man die ersten Anlagen von Blutinseln. Bei Oberflächenbetrachtung sind Ursegmente noch nicht zu erkennen, doch ergiebt die Serie, daß sich die beiden ersten Ursegmentpaare differenzieren. Das craniale Ende des Embryos beginnt sich vom Blastoderm abzuheben und die vordere Darmbucht legt sich eben an. Vor dem Kopfende des Embryos tritt die

mesodermfreie Stelle des Blastoderms, die Anlage des Proamnions, deutlich hervor.

Die Fig. 37 b stellt einen nur 20 Stunden bebrüteten Embryo dar, der, obwohl sonst ganz normal, auffallend weit entwickelt ist. Vielleicht hatte die Henne unmittelbar nach dem Legen noch eine Zeit lang auf dem Ei gesessen.

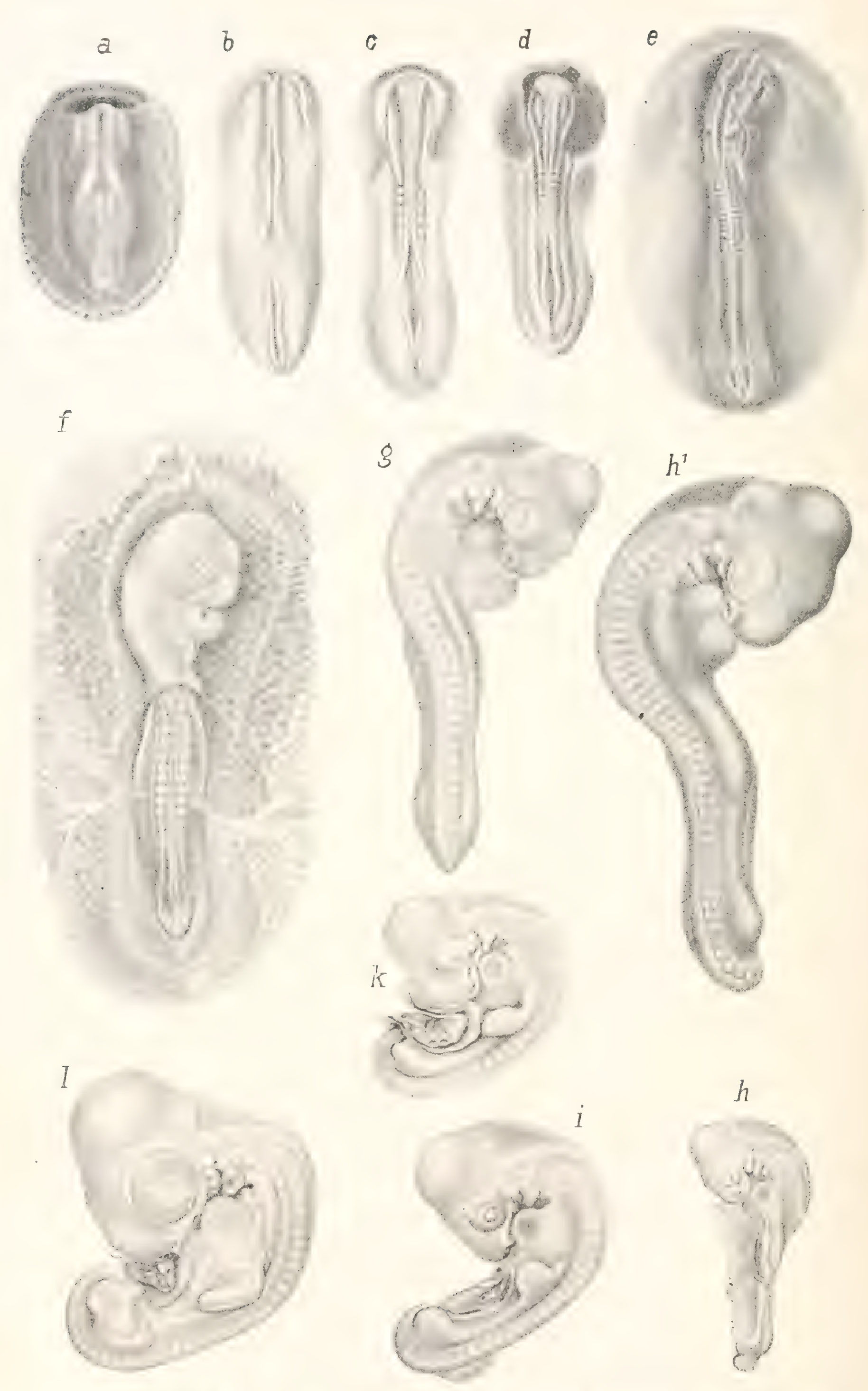
Der Primitivstreifen ist bei diesem Embryo noch recht lang, aber die Medullaranlage beginnt die Oberhand zu gewinnen. Die Medullarfalten liegen eine Strecke weit fest an einander, zeigen aber noch keinen organischen Zusammenhang. Man kann 4 Paare von Ursegmenten erkennen. Die Annäherung der Medullarfalten an einander findet an zwei Stellen statt; nämlich in der Gegend der Ursegmente, dort berühren sich aber die Medullarfalten noch nicht, und dann weiter cranial, wo bereits eine feste Aneinanderlagerung eingetreten ist.

Der in Fig. 37 c dargestellte Embryo ist einem 24 Stunden bebrüteten Ei entnommen; auch seine Entwickelung ist verhältnismäßig weit fortgeschritten. Der Verschluß des Medullarrohres ist jetzt zum Teil ein definitiver geworden, an anderen Stellen liegen die Medullarfalten auch bei diesem Embryo einander nur an. Die Länge des Primitivstreifens ist noch beträchtlich. Im Oberflächenbilde sind 7 Ursegmentpaare zu erkennen, ein 8. ist, wie die Serie zeigt, in der Anlage begriffen. Im cranialen Teile des Medullargebietes erkennt man die Anlagen der Augenblasen. Die vordere Darmbucht ist schon ziemlich tief.

Der in Fig. 37 d dargestellte Embryo ist einem 39 Stunden bebrüteten Ei entnommen. Er hat 10 Ursegmentpaare, ein 11. ist in der Abgliederung begriffen. Der vordere Neuroporus ist dem Verschluß nahe, das caudale Ende der Medullaranlage ist noch weit offen. Der Primitivstreifen ist nur noch unbedeutend. Die ganz flachen Anlagen der Ohrgrübchen konnten bei der Oberflächenbetrachtung noch nicht erkannt werden. Die Gehirnanlage beginnt sich zu gliedern.

Der Embryo, dessen Dorsalansicht in Fig. 37 e wiedergegeben ist, wurde einem 46 Stunden bebrüteten Ei entnommen. Das vordere Körperende des Embryos hat sich ziemlich weit vom Blastoderm abgehoben und beginnt sich auf die linke Seite zu drehen. Das Medullarrohr ist bis auf eine ganz kleine Strecke am caudalen Ende geschlossen. Es zeigt die 3 Hirnbläschen, die Anlagen der Neuromeren sind kenntlich und das Dach der Rautengrube beginnt sich zu verdünnen. Die Ohrgrübchen treten im Oberflächenbilde deutlich hervor. Das Herz beginnt sich S-förmig zu krümmen. Die beiden cranialen Fortsätze des Gefäßhofes berühren sich vor der mesodermfreien Stelle. Die Kopffalten des Amnions beginnen sich zu erheben.

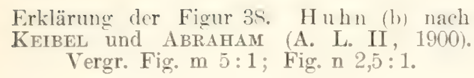
Der Embryo Fig. 37 f ist einem 51 Stunden bebrüteten Ei entnommen. Das vordere Körperende hat sich jetzt ganz auf die linke Seite gedreht. Vom Primitivstreifen sind nur noch geringe Reste vorhanden, doch ist eine Schwanzknospe noch nicht ausgebildet. Das Medullarrohr ist geschlossen und die Decke des 4. Ventrikels durchscheinend, die Scheitelbeuge ist deutlich ausgeprägt. Der Embryo läßt weit offene Linsenblasen erkennen, die Ohrgrübchen sind noch weit offen, das ganz flache Riechfeld kommt im Oberflächenbilde nicht zur Geltung. Der Embryo hat eine deutliche, gegen den Darm abgeschlossene Mundbucht und die Kiemenbogen beginnen sich zu differenzieren. Durch den Herzbeutel erkennt man das S-förmige, mit reichlichem Blut gefüllte Herz. Das Amnion bedeckt mehr als $^1/_3$ des Embryos.



Erklärung der Figur 37. Huhn (a) nach Keibel und Abraham (A. L. II, 1900). Vergr. Fig. a—g und h_1 10:1; Fig. h, k, i, l 5:1.






Erklärung der Figur 38. Huhn (b) nach KEIBEL und ABRAHAM (A. L. II, 1900). Vergr. Fig. m 5 : 1; Fig. n 2,5 : 1.

Der in Fig. 37 g dargestelle Embryo ist einem 67 $^1/_2$ Stunden (2 Tage 19 $^1/_2$ Stunden) bebrüteten Ei entnommen. Jetzt hebt sich auch das Schwanzende des Embryos vom Blastoderm ab. Die Scheitelbeuge ist sehr stark und auch die Nackenbeuge beginnt sich auszubilden. Die Anlagen der vorderen Extremitäten erscheinen als sehr langgestreckte Wülste, die der hinteren Extremitäten sind gedrungen. Am Kopfe treten die Augen und das Mittelhirn stark hervor. Die Riechgrübchen sind deutlich, die Linsengrübchen haben sich geschlossen. Man erkennt 4 Kiemenbogen und am Mandibularbogen den Oberkieferfortsatz. Das Herz wölbt die Körperwand stark vor. Die Zahl der Ursegmentpaare beträgt 22—23.

Der in den Figg. 37 h und h_1 wiedergegebene Embryo wurde einem 67 Stunden (2 Tage 19 Stunden) bebrüteten Ei entnommen. Die Nackenbeuge hat beträchtlich zugenommen, die vorderen Extremitäten treten deutlicher hervor. Auch das caudale Ende des Embryos beginnt sich auf die linke Seite zu drehen. Fig. 37 h zeigt einen deutlichen Schwanz. Die Riechgrübchen sind beträchtlich vertieft und die Epiphysenanlage ist auch äußerlich (Fig. 37 h) kenntlich. Dorsal vom Hyoïdbogen schimmert das Ohrbläschen durch. Die Zahl der Ursegmente beträgt etwa 40.

Fig. 37 i zeigt einen Embryo von 84 Stunden (3 Tagen 12 Stunden). Der Embryo hat nun seine ganze linke Seite dem Dotter zugekehrt. Die Nackenbeuge ist sehr stark ausgesprochen und der Embryo ist überhaupt stark zusammengekrümmt und zwar so, daß die Krümmung einen Teil einer Spirale bildet. Der Hyoïdbogen ist kräftig entwickelt und beginnt den 3. und 4. Kiemenbogen zu überwachsen. Die Extremitäten sind flossenähnlich.

Der in Fig. 37 k dargestellte Embryo ist 88 Stunden (3 Tage 16 Stunden) alt. Auch abgesehen von der sehr kräftigen Nackenbeuge ist der Embryo stark zusammengebogen, mit deutlicher spiraliger Krümmung, dabei beginnt sich auch ein Rückenhöcker (HIS) herauszubilden. Während der Kopf kleiner und der Hyoïdbogen weniger weit

entwickelt ist als in der Fig. 37 i, sind die Extremitäten offenbar weiter entwickelt.

Fig. 37 l stellt einen Embryo von 104 Stunden (4 Tagen 8 Stunden) dar. Die Nackenbeuge ist fast rechtwinklig, die Rückenbeuge deutlich ausgesprochen. In der Gegend um die spätere Ohröffnung liegen eine Anzahl von Höckerchen. Die Oeffnung des Sinus cervicalis (praecervicalis) ist deutlich zu erkennen. Die Größe der Augen und des Mittelhirnes hat beträchtlich zugenommen. Der ganze Embryo ist noch sehr stark zusammengekrümmt.

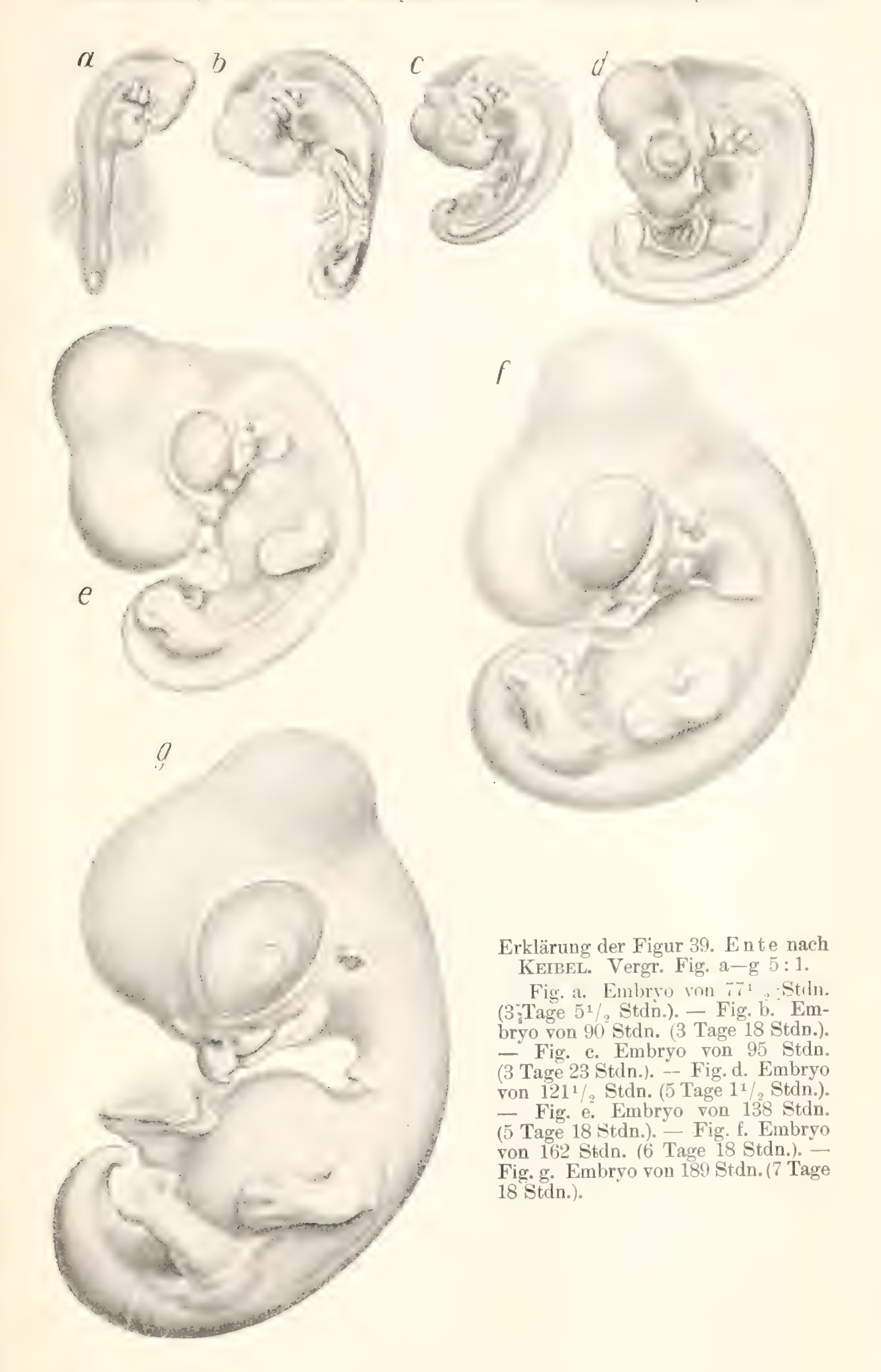
Fig. 38 m giebt einen Embryo von 135 Stunden (5 Tagen 15 Stunden). Die Gestalt des Kopfes wird von den großen Augen und dem mächtigen Mittelhirn beherrscht; die Anlage des Schnabels ist kenntlich. Der Gehörgang bildet sich. Trotzdem die Nackenbeuge noch gut ausgebildet ist, kann man an diesem Embryo schon einen deutlichen Hals unterscheiden. An der Grenze von Hals und Rumpf macht sich der Opercularfortsatz bemerklich und die Serie zeigt, daß der Sinus praecervicalis noch etwas offen ist. Der Rumpf des Embryos hat sich gestreckt, die Rückenkrümmung ist verschwunden. Die Extremitäten zeigen deutliche Gliederung; man erkennt die Hand- und Fußstrahlen. Die vorderen Extremitäten, welche vorher mit ihren Spitzen mehr oder weniger caudal gerichtet waren, sind jetzt ventral gerichtet. Der Unterschied zwischen den Anlagen von Flügel und Bein wird sehr deutlich. Das Herz tritt für die Gestaltung des Rumpfes weniger in den Vordergrund als zuvor.

Fig. 38 n stellt einen Embryo dar, welcher einem 192 Stunden (8 Tage) bebrüteten Ei entnommen ist. Der Vogel ist jetzt auch für den Laien nicht mehr zu verkennen. Ich mache auf den Schnabel, die Anlage der Nickhaut, die eigentümlichen Papillen auf dem Auge (vergl. Nussbaum, 1901) den äußeren Gehörgang, die Anlagen der Federfluren und die Anlage von Flügel und Bein aufmerksam.

Die Entwickelungsgeschichte der Vögel ist, abgesehen vom Huhn, verhältnismäßig wenig bearbeitet, vor allem giebt es keine größeren zusammenhängenden Darstellungen über die Entwickelung anderer Vogelarten.

Ich gebe hier, zum Teil nach eigenen Untersuchungen, noch eine Reihe von Stichproben aus der Entwickelungsgeschichte anderer Vögel, und zwar habe ich so weit als möglich von einander abweichende Formen gewählt und auch Vertreter der Ratiten (Apteryx und Struthio) herangezogen. Es zeigt sich dabei, daß bei den verschiedenen Vögeln nicht nur die Grundzüge der Entwickelung im wesentlichen übereinstimmen, sondern daß sich die Uebereinstimmung auch auf viele Einzelheiten erstreckt. Die äußeren Bedingungen der Entwickelung sind eben bei den Vögeln in den frühen Entwickelungsstadien ganz im Gegensatz zu den Säugern durchaus gleichartige. Unter diesen Umständen werde ich den Entwickelungsgang bei den hier abgebildeten Reihen nicht von Embryo zu Embryo verfolgen, sondern will auf einige Besonderheiten aufmerksam machen, wie sie den betrachteten Vogelembryonen zukommen.

Bei den Embryonen der Ente (Fig. 39 a—g) hebe ich zunächst die verhältnismäßig kleinen Augen hervor. Dann mache ich auf die eigentümliche Bildung des Schnabels aufmerksam, welche den Entenembryonen gewisser Entwickelungsstadien ein sehr humoristisches Aussehen giebt



Erklärung der Figur 39. Ente nach KEIBEL. Vergr. Fig. a—g 5 : 1.

Fig. a. Embryo von $77^1/_2$ Stdn. (3 Tage $5^1/_2$ Stdn.). — Fig. b. Embryo von 90 Stdn. (3 Tage 18 Stdn.). — Fig. c. Embryo von 95 Stdn. (3 Tage 23 Stdn.). — Fig. d. Embryo von $121^1/_2$ Stdn. (5 Tage $1^1/_2$ Stdn.). — Fig. e. Embryo von 138 Stdn. (5 Tage 18 Stdn.). — Fig. f. Embryo von 162 Stdn. (6 Tage 18 Stdn.). — Fig. g. Embryo von 189 Stdn. (7 Tage 18 Stdn.).



Fig. 40.

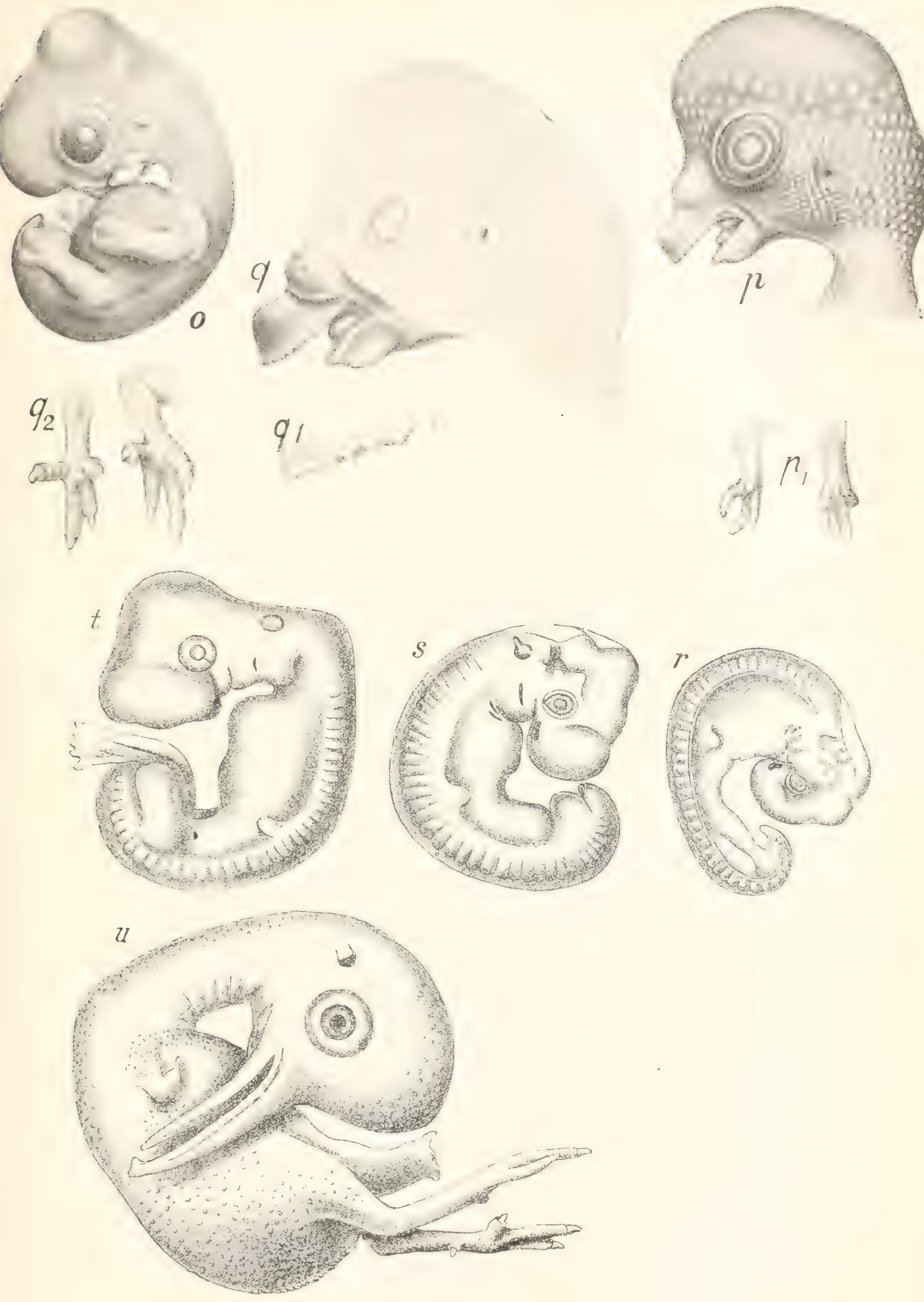
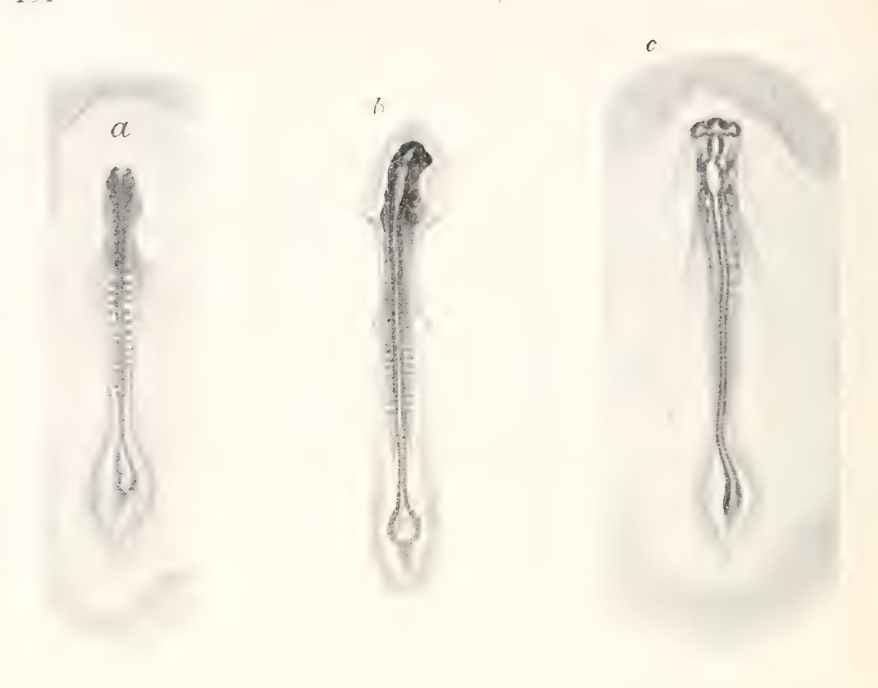


Fig. 41.

Erklärung der Figur 40 und 41. Vergr. Fig. 40 a—k und n 5:1; l und m 10:1. Fig. 41 q_1 12,5:1; u 2:1; sonst auch 5:1.

Fig. a—c. Columba livia domestica (Taube); Fig. b. 72 Stunden (3 Tage), Fig. c 122 Stdn. (5 Tage 2 Stdn.) bebrütet. — Fig. d—g. Limosa aegocephala (Uferschnepfe). — Fig. h—k. Vanellus cristatus (Kibitz). — Fig. l—q_2. Melopsittacus undulatus (Wellensittich). — Fig. r—u. Apteryx australis nach PARKER (A. L. III_9, 1891*).



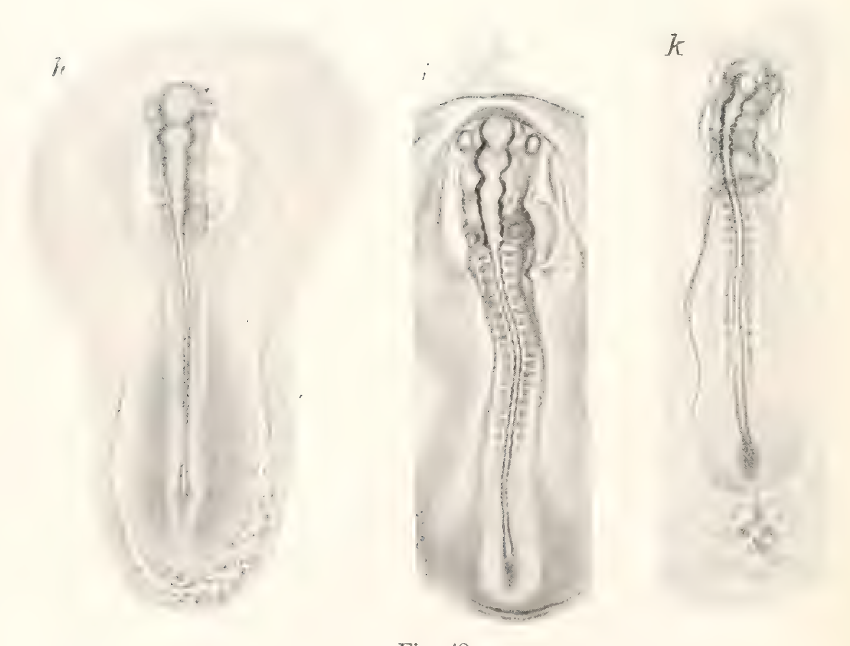


Fig. 42.

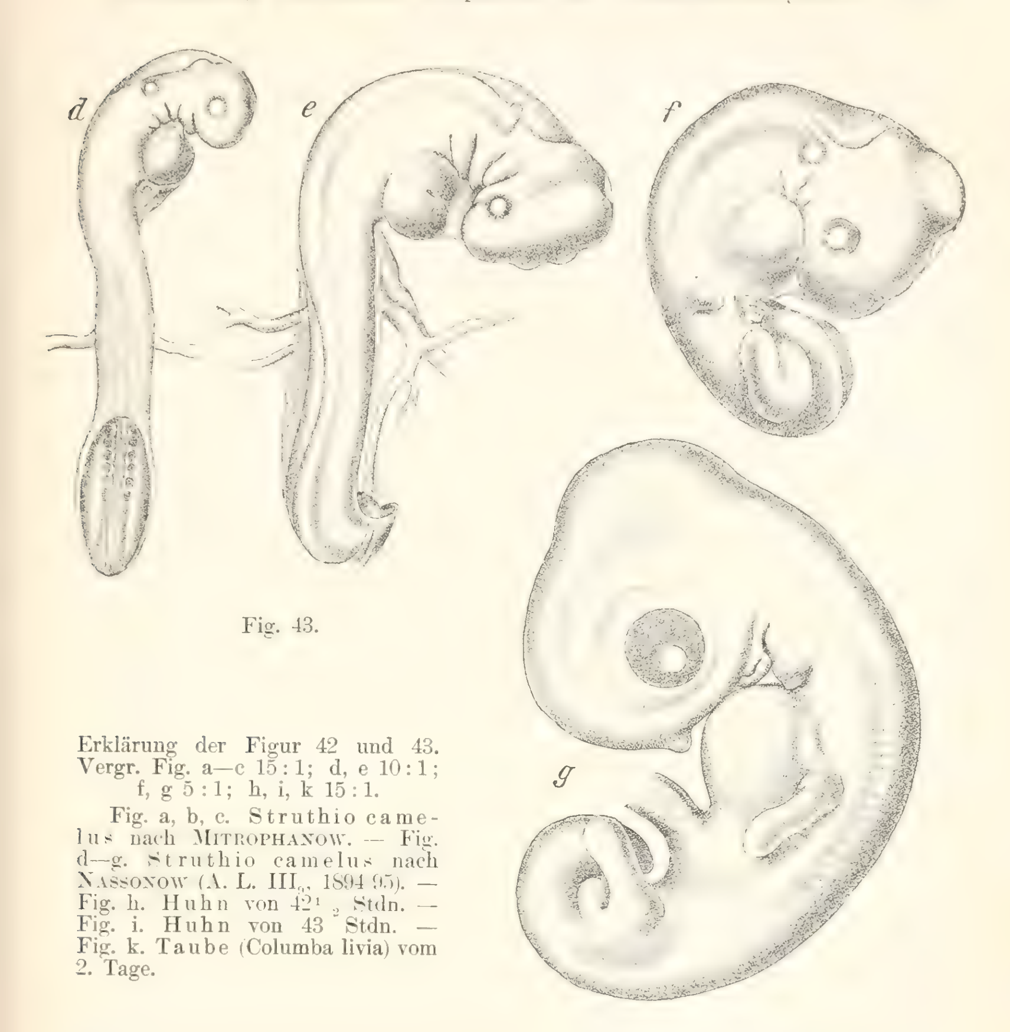


Fig. 43.

Erklärung der Figur 42 und 43. Vergr. Fig. a—c 15 : 1; d, e 10 : 1; f, g 5 : 1; h, i, k 15 : 1.

Fig. a, b, c. Struthio camelus nach MITROPHANOW. — Fig. d—g. Struthio camelus nach NASSONOW (A. L. III$_6$, 1894/95). — Fig. h. Huhn von 42½ Stdn. — Fig. i. Huhn von 43 Stdn. — Fig. k. Taube (Columba livia) vom 2. Tage.

(vgl. Fig. 39 g). Schließlich sei auf die sehr kräftige Ausbildung des Hyoïdbogens und seines Opercularfortsatzes hingewiesen.

Auch bei den Taubenembryonen (Fig. 40 a—c) ist der Opercularfortsatz des Hyoïdbogens kräftiger entwickelt als bei dem Huhn, wenn auch nicht so stark wie bei der Ente. Sonstige ins Auge fallende Eigentümlichkeiten sind mir bei den Taubenembryonen nicht aufgefallen. — Bei den Embryonen von Limosa aegocephala (Fig. 40 d—g) mache ich auf die verhältnismäßig starke Ausbildung des Hemisphärenteiles des Gehirnes aufmerksam. Die Stirnscheitellinie dieser Embryonen erscheint dadurch länger als bei den Embryonen anderer Vögel. Beim Kiebitz (Vanellus cristatus) haben wir wieder einen recht kräftigen Opercularfortsatz am Hyoïdbogen, die Augen sind mittelgroß [1]). Die Embryonen von Melopsittacus undulatus (Fig. 40 l—n und Fig. 41 o—q_2) zeigen

---

1) Die Embryonen, nach welchen die Zeichnungen entworfen sind, verdanke ich Herrn Dr. SPULER in Erlangen.

auffallend kleine Augen, ein wenig entwickeltes Mittelhirn, der Opercularfortsatz ist stärker als beim Huhn. In späteren Stadien ist die Schnabelbildung auffällig, besonders wenn die eigentümlichen zahnähnlichen Bildungen am Schnabel auftreten, wie sie Fig. 41 p, q und q_1 zeigen, Bildungen, welche seinerzeit so viel Aufsehen gemacht haben [Geoffroy St. Hilaire (1821), Blanchard (1860), Fraisse (1880), Braun (A. L. III_9, 1882], aber nicht als Zähne zu deuten sind.

In den Figg. 41 p_1 und q_2 sehen wir, wie der Kletterfuß des Wellensittichs sich schon im Embryonalleben herauszubilden beginnt; offenbar machen schon bei p_1 die Randzehen Anstalten, nach hinten herumzurücken und bei dem einen Fuße in der Abbildung q_2 ist die Stellung der Randzehen schon eine recht ausgesprochene.

Fassen wir, bevor wir uns zu den Ratiten wenden, einmal zusammen, so können wir sagen, daß bei den bis jetzt betrachteten Vögeln die Embryonen in jüngeren und mittleren Stadien sich sehr ähnlich sind, daß man aber immer einzelne Besonderheiten findet. Als solche Besonderheiten fallen schon früh auf die wechselnde Größe der Augen, die verschiedene Entwickelung der verschiedenen Gehirnabschnitte und der stärkeren oder schwächeren Herausbildung des Opercularfortsatzes. Beginnt einmal der Schnabel sich herauszubilden, treten die Federanlagen auf und differenzieren sich Flügel und Fußanlagen, so weichen die Bahnen der einzelnen Vögel immer weiter auseinander und es wird immer leichter, die Embryonen der verschiedenen Arten zu unterscheiden.

Sehr abweichend von den bis dahin betrachteten Vogelembryonen erscheinen die in Fig. 41 r—u wiedergegebenen Embryonen des Kiwi, Apteryx australis. Doch sind die Unterschiede nicht so bedeutend, wie sie auf den ersten Blick erscheinen, und trägt die Art, in der die Embryonen gezeichnet sind, wesentlich dazu bei, sie so fremdartig erscheinen zu lassen. Als wirklich charakteristische Eigentümlichkeiten sind die sehr kleinen Augen, das wenig entwickelte Mittelhirn, das starke Vorderhirn (Fig. 41 s), die frühzeitige kräftige Entwickelung der Schnabelanlage und die Verkümmerung der Flügel hervorzuheben. Schon in sehr frühen Stadien (Fig. 41 r) steht die sonst immer weiter entwickelte Flügelanlage hinter dem Beine sehr zurück und diese Differenz nimmt im weiteren Verlaufe der Entwickelung immer mehr zu. Keiner dieser Abweichungen können wir aber irgend einen höheren prinzipiellen Wert beimessen. Noch weniger ist das der Fall bei den Embryonen der Strauße, denen wir uns jetzt zuwenden.

Die Figg. 42 und 43 a—g zeigen eine Reihe von Embryonen des Struthio camelus. Zum Vergleiche mit den jüngeren Stadien sind in Fig. 42 auch noch 2 Hühnerembryonen und 1 Taubenembryo bei der gleichen Vergrößerung wiedergegeben. Die Abbildungen Fig. 42 a—c verdanke ich Prof. Mitrophanow, die Figg. 43 d—g sind nach Nassanow (A. L. III_9, 1894/95) wiedergegeben. Die Embryonen vom Strauß haben im allgemeinen durchaus den gleichen Charakter wie die Embryonen anderer Vögel. Auffallend ist besonders bei ganz jungen Embryonen, wie langgestreckt ihr Körper ist. Es fällt das sogleich ins Auge, wenn wir die Figg. 42 a, b und c mit den Figg. 42 h und i (Huhn) und k (Taube) vergleichen, von denen wieder der Taubenembryo k verhältnismäßig schlanker erscheint als die Hühnerembryonen. Gewiß kommen gerade in diesen Entwickelungsstadien viele individuelle Variationen in

den Proportionen der Embryonen (vgl. FISCHEL, 1896) vor, doch sind die Unterschiede hier doch zu ausgesprochen, um allein aus solcher Variation erklärt zu werden. Auch in späteren Stadien (Fig. 43 d und e) ist die Gestalt der Straußembryonen übrigens noch eine sehr schlanke.

Außer der Schlankheit der Gestalt haben wir bei den Embryonen des Straußes die Kleinheit der Augen, die geringe Entwickelung des Mittelhirnes und das verhältnismäßige Zurückbleiben der Flügelanlagen hinter den Anlagen der Beine hervorzuheben. Auch die starke Entwickelung des Opercularfortsatzes am Hyoïdbogen der Straußembryonen verdient noch Erwähnung. Doch ist ein kräftig entwickeltes Operculum nicht, wie NASSONOW (1895) zuerst meinte, ein den Ratiten allein zukommendes Merkmal. Ich hatte Gelegenheit, bei verschiedenen der hier abgebildeten Carinaten auf dasselbe aufmerksam zu machen.

Auch von einem anderen Ratiten, dem Dromaeus Novae Hollandiae, dem Emu, sind durch HASWELL (A. L. III_9, 1887) einige Entwickelungsstadien beschrieben und auch einige Abbildungen gegeben worden, doch ist denselben wenig zu entnehmen.

Alles zusammenfassend, betone ich noch einmal, daß die erste Ausgestaltung des Vogelkörpers bei allen untersuchten Vögeln eine sehr gleichartige ist, und daß diese Gleichartigkeit auf den sehr gleichartigen Bedingungen beruhen dürfte, unter denen sich die Vogelembryonen entwickeln.

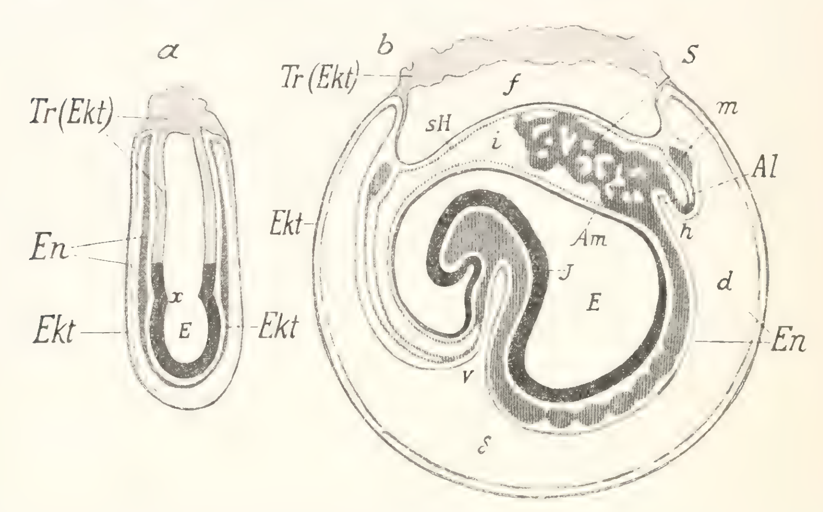
10. Die Säuger.

So gleichartig die erste Ausgestaltung der Körperform bei den Vögeln und den Reptilien verläuft, so vielgestaltig sind diese Vorgänge bei den Säugern.

Bei der ersten Anlage des eigentlichen Keimes auf dem Eibläschen des Säugetieres tritt vielfach eine Erscheinung ein, welche SELENKA (A. L. III_{10}, 1900, Heft 8) neuerdings als Entypie des Keimfeldes bezeichnet: die Zellen, aus welchen sich später der eigentliche Embryo aufbauen soll, werden in das Innere des Eibläschens verlagert. Mit der frühzeitigen Festsetzung des Eies im Uterus, wie man wohl meinte, kann dieser Vorgang nicht zusammenhängen, da er sich auch bei Säugern findet, deren Eier sich spät oder gar nicht im Uterus anheften. So hat ASSHETON (1898 und 1898*) eine Entypie des Keimfeldes beim Schwein und Schaf gefunden, und auch beim Reh liegen, wie ich aus eigenen Untersuchungen (KEIBEL 1901) weiß, die Dinge ganz ähnlich. Diese Entypie des Keimfeldes gleicht sich nun entweder frühzeitig aus oder sie führt zur Inversion des Keimes. Das Schwinden der Entypie kann in der Weise erfolgen, daß eine Höhle in der soliden, in das Ei gelagerten Zellmasse entsteht, daß diese Höhle mit der Oberfläche des Eies in Verbindung tritt, und der zuerst noch mit seiner Entodermseite in das Eiinnere vorgewölbte Keimschild sich alsbald glatt ausbreitet, doch kann ein entsprechendes Resultat auch in etwas anderer Weise erreicht werden. In anderen Fällen bleibt die Entypie bestehen; sie wird dann immer stärker und führt zur Inversion der Keimblätter, welche man auch mit dem irreleitenden Namen der Keimblätterumkehr bezeichnet. Die Inversion der Keimblätter tritt in nahe Beziehungen zur Amnionbildung. Diese Verhältnisse, welche lange ganz unverstanden geblieben waren, und erst durch

Kupffer's (1882) und vor allem E. Selenka's (1882, A. L. III_{10}, 1883) Untersuchungen aufgeklärt wurden, sind in anderem Zusammenhange ausführlicher zu besprechen. Hier mußte ich sie kurz erwähnen, weil bei manchen Säugern die Inversion der Keimblätter einen freilich vorübergehenden, aber sehr beträchtlichen Einfluß auf die Ausbildung der äußeren Körperform hat.

In welcher Weise das geschieht, mag hier an 2 Schematen nach Selenka erläutert werden.



Erklärung der Figur 44. Nager nach Selenka (A. L. III_{10}, 1884, Taf. XVI, Fig. 64 und 61).

Fig. a (64) und b (61). 2 Schemata zur Erläuterung der Inversion der Keimblätter bei der Ratte, Mus decumanus, Fig. a und b sind als mediane Sagittalschnitte gedacht. In Fig. a ist noch kein Mesoblast angelegt, in Fig. b ist der gesamte Mesoblast schraffiert.

In Fig. a ist der Ektoblast der Embryonalanlage und ihrer Umgebung schwarz, der damit zusammenhängende Ektoblast des „Trägers“ heller, ebenso der mit dem „Träger“ zusammenhängende hinfällige Ektoblast, welcher das Ei zum größten Teil begrenzt.

Abkürzungen, welche für Fig. a gelten: *E* Markamnionhöhle. *Ekt* Ektoblast. *En* Entoblast. *Tr(Ekt)* Träger (aus Ektoblastzellen aufgebaut). *x* Amnionfalten.

Abkürzungen für Fig. b (außer denen bei Fig. a): *Al* entodermale Allantoisanlage. *Am* Amnion. *d* Dottersackhöhle. δ Dottersackzellen. *E* Amnionhöhle (Markamnionhöhle). *f* falsche Amnionhöhle. *h* Allantoispforte. *i* Interamnionhöhle. *J* Kopfregion des Embryos. *m* Sinus terminalis. *S* mesodermaler Anteil der Allantoisanlage. *sH* seröse Hülle (falsches Amnion). *v* vordere Darmpforte.

Denken wir uns in Fig. 44 a (nach Selenka), welche ein Rattenei im zweiblättrigen Stadium darstellt, den Träger (*Tr*) so gespalten, daß die Höhle im Inneren des Eies, in deren unterem Abschnitt der Buchstabe *E* steht, eröffnet wird und denken uns dann den Spalt, welcher zwischen den beiden Blättern des Entoderms (*En*) liegt, zum Kreise erweitert, indem der von oben vorspringende Zapfen ausgestülpt und alles gleichmäßig ausgerundet wird, so haben wir ein Schema für das zweiblättrige Stadium des Säugereies, wie es gewöhnlich als typisch angesehen wird. Wir sehen zugleich, daß sich das Rattenei resp. die anderen Eier mit Inversion des Keimes ohne Schwierigkeiten auf die als typisch betrachteten Verhältnisse zurückführen lassen.

Zu der Annahme einer Keimblätterumkehr war man nur dadurch gekommen, daß man die äußeren, dünnen Lagen von Ektoderm und Entoderm übersehen hatte. Wie die Entwickelung weiter fortschreitet, zeigt das Schema 44 b, das einen medianen Sagittalschnitt durch einen Rattenembryo darstellt. Die Rückenfläche des Embryos ist konkav, die ventrale Fläche konvex. Im Kopfgebiet (*J*) macht sich freilich schon das Bestreben kenntlich, zu den normalen Verhältnissen zu gelangen.

Es braucht einige Verrenkungen des embryonalen Körpers, um der gänzlichen Umstülpung Herr zu werden. Die Embryonen sehen auch in diesem Uebergangszustande recht merkwürdig aus, aber in allem Wesentlichen ist ihr Aufbau durchaus der gleiche wie bei den Embryonen, welche sich von Anfang an auf der Oberfläche des Eies entwickeln, oder bei denen eine kurz dauernde Entypie mit der Ausbildung des Keimschildes bereits ausgeglichen ist.

Wodurch die Entypie des Keimfeldes und die Inversion des Embryos bedingt wird, ist noch dunkel. Daß die Entypie nicht durch eine frühe Festsetzung des Eies an die Uteruswand veranlaßt werden kann, wurde bereits hervorgehoben. Eine solche frühzeitige Festsetzung mag die Ausbildung der ausgesprochenen Keimblattinversion begünstigen oder hervorrufen; den Grund für die Entypie bin ich geneigt darin zu suchen, daß das Säugetierei ein sekundär dotterarmes Ei ist, denn das kann wohl kaum mehr bestritten werden, daß die Säugetiere von Vorfahren abstammen, welche einst, wie die Sauropsiden, große, dotterreiche Eier hatten. Als sich nun der Dotter sekundär wieder verminderte, wurden dadurch tiefgehende Umwälzungen bedingt, und durch diese scheint mir auch die Entypie des Keimfeldes hervorgerufen zu sein.

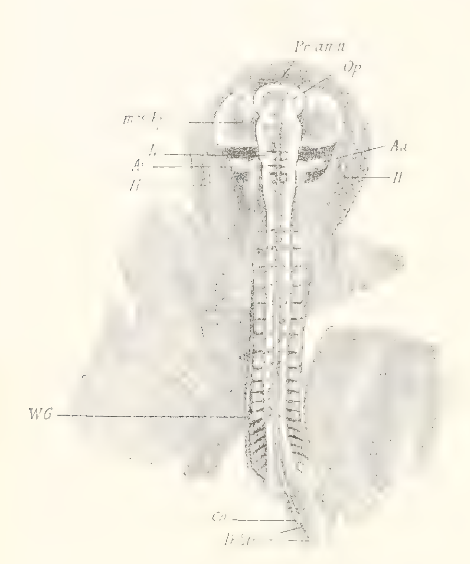
Wenden wir uns jetzt zur Darstellung der Körperform bei den verschiedenen Ordnungen der Säuger, so muß noch vorausgeschickt werden, daß die Entwickelungsgeschichte mancher Säugetierordnungen noch so gut wie unbekannt ist; auch fehlen vielfach selbst von Embryonen, welche verhältnismäßig leicht zu beschaffen sind, und über die viel gearbeitet wird, vollständige Reihen von guten Abbildungen. Immerhin haben die letzten Jahre durch die Reisen von Weber, von Hubrecht und vor allem von Selenka und Semon eine ganz außerordentliche Bereicherung unserer Kenntnisse gebracht. Ja, selbst die Entwickelungsgeschichte von Cetaceen und Sirenen ist mit Erfolg von Guldberg und Nansen und von Kükenthal in Angriff genommen worden.

In der Auswahl der hier wiedergegebenen Embryonen bin ich so vorgegangen, daß ich einerseits den niedersten Säugern, den Monotremen und den Beuteltieren, andererseits den Affen und Menschen den breitesten Raum gab. Von den übrigen Ordnungen der Säuger stellte ich das Schwein am ausführlichsten dar, da dessen embryonale Körperausgestaltung heute wohl am genauesten bekannt ist. Im Anschluß an die Embryonen des Schweines gebe ich eine Anzahl von Abbildungen von ihm verhältnismäßig nahe verwandten Tieren, Schaf und Reh, weil es mir von Interesse zu sein scheint, auch gerade nahe verwandte Formen zu vergleichen. Ich berücksichtige dann ausführlicher zwei nach verschiedensten Richtungen ganz besonders angepaßte Formen, indem ich die äußere Körperentwickelung von Cetaceen und von Cheropteren darstelle. Von den übrigen Ordnungen der

Säuger gebe ich nur einzelne Stichproben, um festzustellen, inwieweit sie sich etwa vom allgemeinen Typus der Entwickelung entfernen.

A. Die Monotremen. Von den Monotremen ist bekannt, daß sie Eier legen, welche denen der Sauropsiden sehr ähneln. Diese Eier sind also dotterreich, und sie haben dementsprechend auch den meroblastischen Furchungstypus. Wie die erste Anlage des eigentlichen Keimes sich auf dem gefurchten Ei herausbildet, ist nicht bekannt.

Einen sehr jungen Embryo von Ornithorhynchus beschreiben Jas. P. Hill und C. J. Martin (1894). Dieser Embryo, den ich Fig. 45 in $3^1/_4$-facher Vergrößerung hier wiedergebe, maß von dem vorderen Ende der Medullarplatte bis zum hinteren Ende des Primitivstreifes 19 mm. Der Embryo hat 17 Urwirbelpaare, seine Medullaranlage ist noch weit offen im Gehirnteil verbreitert und in 3 hinter einander gelegene Abschnitte gegliedert. Im vordersten dieser Abschnitte kann man schon die Anlagen der Augenblasen als flache Grübchen erkennen; im dritten treten eine Anzahl von Neuromeren hervor. Die Anlage des Ohres ist als ein flaches, von verdicktem Ektoblost ausgekleidetes Grübchen vorhanden. Hinter der Medullaranlage liegt ein kurzer Primitivstreif (*Pr. Str*), an dessen vorderem Ende die Oeffnung eines durchgängigen Canalis neurentericus hervortritt. Vor dem vorderen Ende der Medullarplatte erkennt man das Proamnion, zu beiden Seiten der Vorder- und Mittelhirnanlagen noch ungegliederte Mesoblastplatten (*mes. Kpl.*); etwas weiter lateral und caudal liegen die paarigen Herzanlagen, und an der lateralen Grenze der Urwirbel werden als schwache, das Ektoderm vorwölbende Leisten die Wolff'schen Gänge (*W. G.*) kenntlich. Alles in allem gleicht unser Ornithorhynchusembryo den entsprechenden Embryonen der Beutler außerordentlich, wie ein Vergleich mit der Fig. 47 d, der von Opossum wiedergegebenen Zusammenstellung, auf den ersten Blick zeigt.



Erklärung der Figur 45. Ornithorhynchusembryo nach Hill und Martin (1894). Vergr. $3^1/_4$: 1.

Au Anlagen der Ohrgrübchen. *Cn* Canalis neurentericus. *H* Anlage des Herzens. *mes. Kpl.* mesodermale Kopfplatten. *N* Neuromer, dahinter liegen noch andere. *Op* Augenanlage. *Pr.amn.* Proamnion. *Pr.Str.* Primitivstreifen. *W.G.* Wolff'scher Gang.

Nicht unmittelbar an den eben beschriebenen Embryo schließen dann die Embryonen an, welche Semon (A. L. III_{10}, 1894) von Echidna aculeata beschreibt. Ich gebe hier eine Anzahl der Semon'schen Figuren wieder. In Fig. 46 a. a_1, a_2 ist das sehr kleine Auge mit der Linsenanlage beachtenswert, dann die mächtige Ausbildung des medialen und lateralen Nasenfortsatzes und des Ober- und Unterkieferfortsatzes. In Fig. 46 a_2 erkennen wir bereits die primitive Choane. Der Embryo der

Fig. 46 b ist viel stärker zusammengekrümmt, und zu der Zusammenkrümmung ist eine leichte Spiraldrehung hinzugekommen. In Fig. 46 c ist die Spiraldrehung fast ausgeglichen, in der Umgebung der Anlage des äußeren Gehörganges treten eine Anzahl von Höckern auf, welche später wieder verschwinden. In Fig. 46 d zeigt sich die Nackenbeuge sehr stark ausgeprägt, die vorderen Gliedmaßen sind viel stärker entwickelt als die hinteren. Ebenso verhalten sich die Gliedmaßen auf den Figg. 46 e und e_1, auch erkennen wir hier, daß der physiologische Nabelbruch den Echidnaembryonen in typischer Weise zukommt. Alle bis jetzt beschriebenen Embryonen befanden sich in der Schale von Beuteleiern; der in Fig. 46 f dargestellte Embryo ist eben ausgeschlüpft, er trägt noch als Anhang des Nabels die vertrockneten Reste seiner Embryonalhüllen. Auf seiner Haut erkennt man die Haar- oder Stachelanlagen. Auf der Schnauzenspitze findet sich eine als kleiner Höcker prominierende Epidermisverdickung, die nach SEMON's Ansicht ähnlich, wie die Eischwiele bei den Sauropsiden, beim Aufbrechen der Eischale eine Rolle spielt. Nach dem Ausschlüpfen verschwindet diese Bildung ganz allmählich wieder.

Der den beiden Monotremenfamilien eigentümliche Sporn zeigt sich ein wenig später, aber bei Embryonen b e i d e r Geschlechter.

Auch die zuerst paarige Beutelanlage kommt beiden Geschlechtern zu, der Beutel verschwindet dann wieder und tritt beim Weibchen mit der ersten Trächtigkeit von neuem auf.

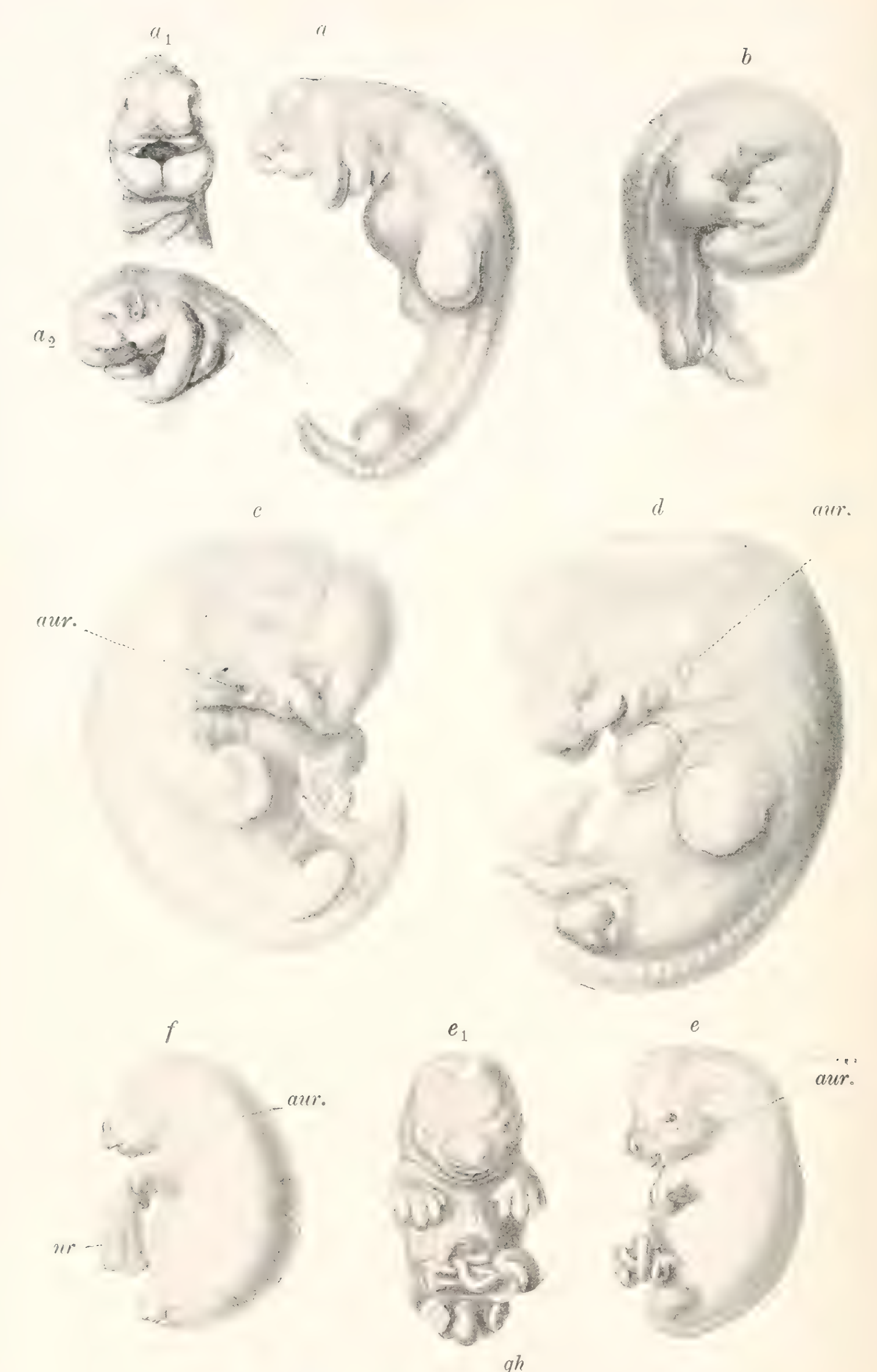
B. D i e B e u t l e r. Unsere Kenntnis der Entwickelung der Beuteltiere verdanken wir in erster Reihe SELENKA (A. L. III_{10}, 1886, 1887, 1891), der uns unter anderem eine sehr vollständige Reihe von Embryonen des Opossums, Didelphys virginiana, kennen gelehrt hat.

Ich gebe hier zunächst eine Anzahl von SELENKA's Bildern wieder. Fig. 47 a und b zeigen uns 2 Eier mit Primitivstreifen und wir erkennen, wie vom Primitivstreifen aus nach den Seiten und nach vorn Mesoblast vorwächst. Die beiden Eier haben ein Alter von 48 Stunden, vom Beginne der Furchung gerechnet.

Der Embryo Fig. 47 c hat ein Alter von 60 Stunden, vom Beginn der Furchung gerechnet. Er zeigt eine flache Medullarplatte mit Medullarrinne, an die sich caudal der Primitivstreifen anschließt. 3 Ursegmentpaare sind gebildet. Der Embryo ist vom Gefäßhofe umgeben, an dessen Rande wir 3 eigentümliche Ektodermwucherungen erkennen, welche mit der Resorption der Eiweißhülle in Beziehung stehen mögen.

Der in der Fig. 47 d abgebildete Embryo hat ein Alter von etwa 73 Stunden, vom Beginn der Furchung gerechnet. Er zeigt große Aehnlichkeit mit dem nach HILL und MARTIN dargestellten Embryo von Ornithorhynchus. Ob die Segmente, welche wir an dem Embryo erkennen, alles Urwirbel sind, erscheint mir zweifelhaft, die vordersten möchte ich fast als Neuromeren ansprechen. SELENKA zählt alle Segmente als Urwirbel, er sagt (p. 139): „Keimblasen im Alter von 3 Tagen zeigen schon einige Besonderheiten. Obwohl sich die Medullarwülste noch nicht erhoben haben, sind doch schon 14 Urwirbelpaare angelegt. Der Kopfteil, zu welchem vermutlich die beiden vorderen Urwirbel gehören, erscheint auffallend kurz, der Rumpf dagegen langgestreckt und die Primitivrinne weit nach vorn verlängert."

„Verglichen mit den Embryonen der Placentalia, eilt also der Rumpfteil des Opossumembryos in seiner Entwickelung der Ausbildung des



Figur 46. Echidnaembryonen.

Erklärung der Figur 46. **Echidnaembryonen** nach SEMON (A. L. III_{10}, 1894). Vergr. Fig. a–d 10:1; Fig. e und e_1 5:1; Fig. f 2,5:1.

Fig. a, a_1, a_2, b, c, d, e, e_1. Embryonen von **Echidna aculeata** aus Beuteleiern nach Entfernung der Embryonalhüllen. — Fig. f. Eben aus der Eischale geborenes Beuteljunges.

aur. Anlage des äußeren Ohres. *gh* Genitalhöcker. *nr* eingetrocknete Reste der Embryonalhüllen, die dem Nabel noch anhängen.

Vorderkopfes voraus. Dieses Verhalten hat vielleicht insofern einen tieferen Sinn, als es an die geringe Größe sowohl der Hirnanlage, als auch des ausgebildeten Gehirnes erinnert."

„Mit gleichem Rechte darf man die beträchtliche Verlängerung der Primitivrinne nach vorn als Reminiscenz an die ähnlichen Vorgänge bei Reptilien betrachten."

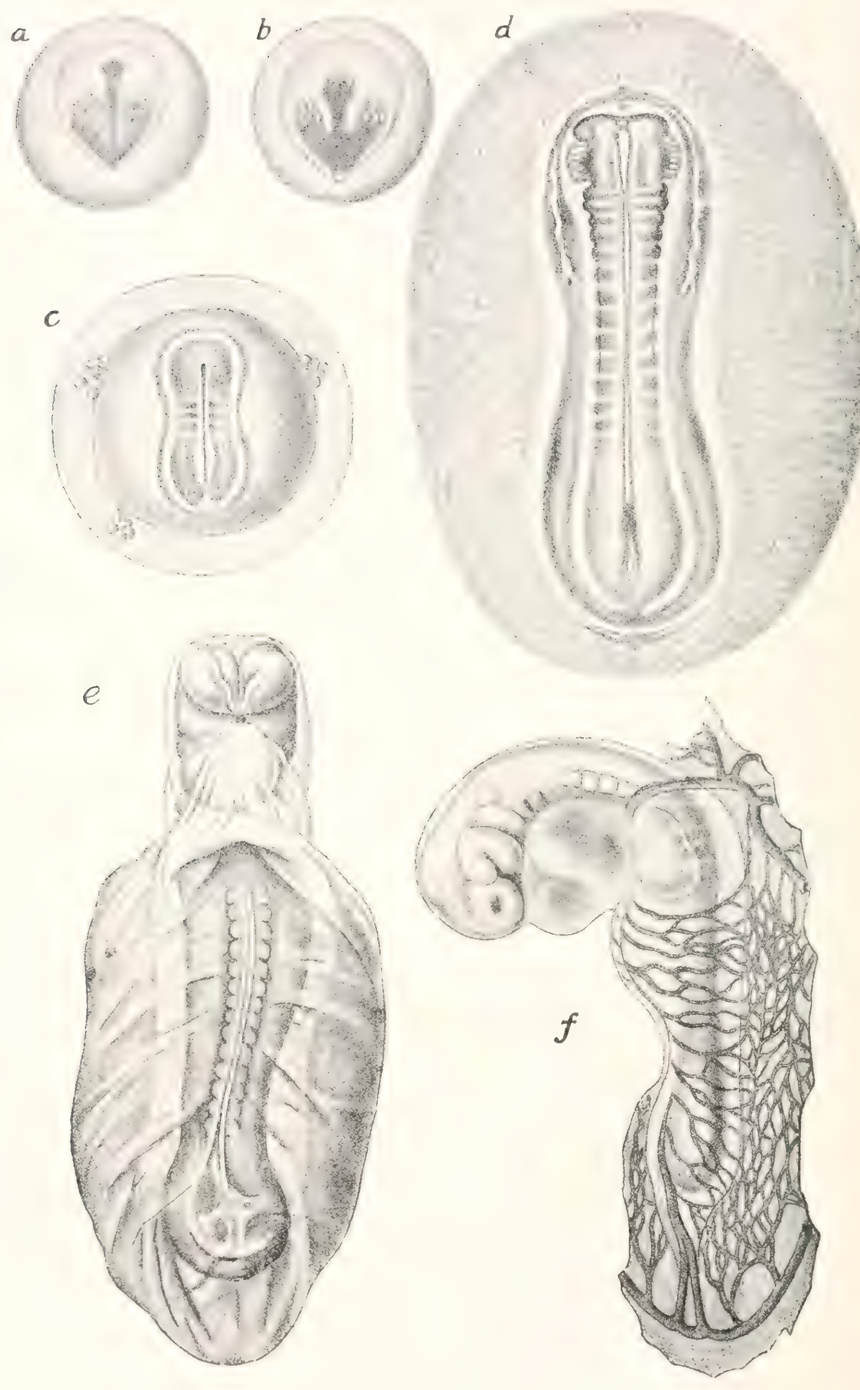
Zu beiden Seiten der Mittelhirnanlage machen sich radiär austrahlende Zellketten von Mesoderm bemerkbar, nach SELENKA gehören sie zur „Urwirbelplatte des Kopfes". Die Herzanlage ist ausgesprochen doppelt. Am caudalen Ende des Embryos beginnt die Schwanzfalte des Amnions deutlich zu werden.

Fig. 47 e zeigt einen Embryo von 14 Tagen nach beginnender Furchung von der Bauchseite gesehen. Der Embryo ist vom Amnion umhüllt. Die Scheitelbeuge des Hirnes ist eingetreten, und wenn man in das noch offene Vorderhirn hineinschaut, erkennt man die Anlagen der primären Augenblasen. Caudal von dem vorderen Ende des Gehirnes liegt die Mundbucht und wieder caudal davon die nun schon unpaare Herzanlage. Unter dem caudalen Ende des Herzens, dort wo die beiden Venae omphalo-mesentericae in den Sinus venosus einmünden, erkennt man die vordere Darmpforte, welche in die Vorderdarmbucht führt.

Fig. 47 f zeigt einen Embryo von etwa 5 Tagen 2 Stunden nach Beginn der Furchung. Zu der Scheitelbeuge ist eine ausgeprägte Nackenbeuge hinzugetreten. Das Nasengrübchen ist deutlich angelegt. Der Mandibularbogen mit Ober- und Unterkieferfortsatz ist sehr stark entwickelt. Dahinter erkennen wir noch 3 weitere Kiemenbogen und die entsprechenden Kiemenfurchen. Etwas dorsocaudal vom Hyoïdbogen liegen die Anlagen der Ohrbläschen. Die vorderen Extremitäten sind bereits stark entwickelt, die hinteren nur eben durch einen leichten Wulst angedeutet. Die Gegend zwischen dem Kopfe und den vorderen Extremitäten ist von der Herzanlage eingenommen, an der man schon durch die Wand der Pericardialhöhle hindurch deutlich eine Gliederung erkennen kann.

Fig. 48 g zeigt einen Opossumembryo von 6 Tagen, von dem Beginne der Furchung gerechnet. Die etwas abenteuerliche Gestalt hat noch einen weit offenen Mund, aus dem die Zunge hervorhängt. Während die vorderen Extremitäten mächtig entwickelt und mit Krallen versehen sind, zeigen die hinteren erst den Beginn der Gliederung in Zehen.

Bei dem nach Beginn der Furchung $7\,^3/_4$ Tage alten Embryo Fig. 48 h ist die Mundspalte enger geworden und um den Mund sehen wir eine eigentümliche Epithelialbildung, welche SELENKA als „Schnabelschild" bezeichnet. „Embryonen von 6 Tagen zeigen noch keine Spur davon, gegen Mitte des 8. Tages hat das Schnabelschild das Maximum seiner Größe erreicht, einige Stunden vor der Geburt erscheint es schon deutlich rückgebildet und bei Neugeborenen ist nur noch ein schwacher Rest davon zu erkennen. Das ausgebildete Schild umgiebt den Mundspalt wie ein flacher Kragen; es ist in 6 frei vorragende Zipfel aus-



Figur 47. Beutler (a).



Figur 48. Beutler (b).

Erklärung der Figur 47 und 48. Beutler.

Fig. a—i. Embryonen von Opossum Didelphys virginiana nach SELENKA (A. L. III_{10}, 1886, 1887). Vergr. Fig. a, b, d, e 15:1; Fig. c und f 10:1. — Fig. α_1. Embryo von Hypsiprymnus cuniculus nach SELENKA (A. L. III_{10}, 1891). Vergr. 5:1. — Fig. α, β, γ, δ, ε. Embryonen von Dasyurus viverrinus nach Photogrammen von HILL. Vergr. α, β, γ 7,5:1; δ 5:1; ε 2,5:1.

gezogen, von denen die unteren scharf zugespitzt sind. Das ganze Gebilde besteht lediglich aus hornigen Epidermiszellen."

Selenka erblickt in diesem Schnabelschild das Rudiment eines Hornschnabels. Von dem Mundspalt ist zu erwähnen, daß derselbe sich während der letzten beiden Tage des Uterinlebens durch Wucherung der Epidermiszellen auffallend verkleinert, so daß nur ein kleiner viereckiger Saugmund übrig bleibt.

Die Augen sind bei unserem Embryo wohl infolge starker Wucherung der Epitrichialschicht kaum zu sehen. Um den Nabel herum erkennen wir die Zitzenanlagen, caudal von ihm den Kloakenhöcker.

Die Geburt der Jungen findet bei Didelphys virginiana gegen Ende des 8. Tages nach Beginn der Furchung statt. Selenka sagt darüber: „Genau 13 Tage nach der Begattung wurden schon Junge im Beutel vorgefunden, während die ältesten Embryonen, welche ich erhielt, ein Alter von 12 $^3/_4$ Tagen besaßen, oder besser gesagt von 7 $^3/_4$ Tagen vom Beginn der Furchung an gerechnet." Ein neugeborenes Beuteljunge von Didelphys virginiana zeigt Fig. 48 i. Die Nackenbeuge, welche in Fig. 48 h noch deutlich hervortrat, ist gänzlich geschwunden. Die Vorderfüße zeigen scharfe Krallen, die Hinterfüße sind noch unbewehrt und überhaupt in der Entwickelung sehr zurück. Die Augen- und die Ohröffnungen sind glatt von Epidermis überzogen, das Pigment der Augen schimmert schwach durch die Haut hindurch.

Sehr ähnlich dem neugeborenen Opossum ist das Neugeborene von Hypsiprymnus, wie es Fig. 48 α_1 darstellt. Dieses Beuteljunge wurde 19 $^1/_4$ Tage nach der Begattung, 8 $^1/_4$ Tage nach Beginn der Eifurchung im Beutel des Muttertieres gefunden, der 1 Stunde zuvor noch leer gewesen war. Als Unterschiede gegenüber von Opossum sind hervorzuheben, daß ein Schnabelschild fehlt und daß die Ausbildung des Körpers und der Organe dem Opossum gegenüber etwas zurückstehen.

Um den Vergleich mit den Embryonen eines ganz anders angepaßten Beutlers, eines Raubbeutlers, zu ermöglichen, gebe ich noch 5 Abbildungen von Dasyurus viverrinus nach Photogrammen, welche ich Hill in Sidney verdanke.

Fig. 48 α zeigt einen Embryo von Dasyurus viv. nicht lange vor der Geburt; auch hier fällt wieder die mächtige Entwickelung der vorderen Extremitäten gegenüber den hinteren auf. Ohr und Auge sind kenntlich, die Nasenlöcher weit offen. Der Mund beginnt epithelial zu verkleben, man sieht die Zungenspitze aus ihm hervorragen.

Fig. 48 β zeigt ein neugeborenes Tier. Augen und Ohren sind kaum kenntlich. Der Unterschied zwischen den mit mächtigen Krallen bewehrten vorderen Extremitäten und den hinteren Extremitäten, an denen man noch nicht einmal die Zehenanlagen erkennen kann, ist sehr auffallend. Die zwischen den vorderen Extremitäten liegende Herzgegend wölbt sich mächtig vor, caudal von ihr sehen wir die Nahtlinie der Bauchwand. Jas. P. Hill (1900) sagt darüber: „A remarkable feature in the new-born young is the existence between the fore-limbs of a large bladder-like swelling of unknown fonction, which arises from the thorax and is attached in front to the floor of the mouth. It is covered by epidermis and consists internally of a fine vascular retiform connective tissue." Am 3. Tage nach der Geburt ist die Anschwellung verschwunden. Auch die langen, gekrümmten Klauen an den vorderen Gliedmaßen gehen wenige Tage nach der Geburt verloren.

Fig. 48 γ ist ein wenig weiter entwickelt; ich mache hier nur auf den der Saugwarze angepaßten Mund aufmerksam.

Fig. 48 δ zeigt das unförmliche Beuteljunge von Dasyurus viverrinus an der Zitze. Von den Winkeln des Saugmundes ausgehend, erkennt man die epitheliale Verwachsungsnaht. Auge und Ohr sind kaum zu erkennen. Die hinteren Extremitäten machen jetzt schnellere Fortschritte in der Entwickelung. Bei dem noch älteren Embryo Fig. 48 ε erkennen wir am Kopfe die Anlage der Schnurrhaare. Das Auge ist kaum zu erkennen, aber das äußere Ohr ragt deutlich hervor. Die hinteren Extremitäten haben sich weiter entwickelt.

C. Edentaten. Von der Ordnung der Edentaten, deren wesentlich durch negative Merkmale (Weber) vereinigte Familien und Arten man in Zukunft wohl anders wird gruppieren müssen, gebe ich nur ein mittleres Stadium Fig. 49 nach Weber (1891). Es stellt einen Embryo von Manis javanica dar, dessen Länge vom Nackenhöcker bis zur hinteren Extremität 8,25 mm betrug. An der Abbildung, welche im allgemeinen die Charaktere eines Säugerembryos trägt, fällt auf, daß man das Auge nicht erkennen kann, auch die außerordentlich starke Entwickelung des Schwanzes erscheint bemerkenswert.



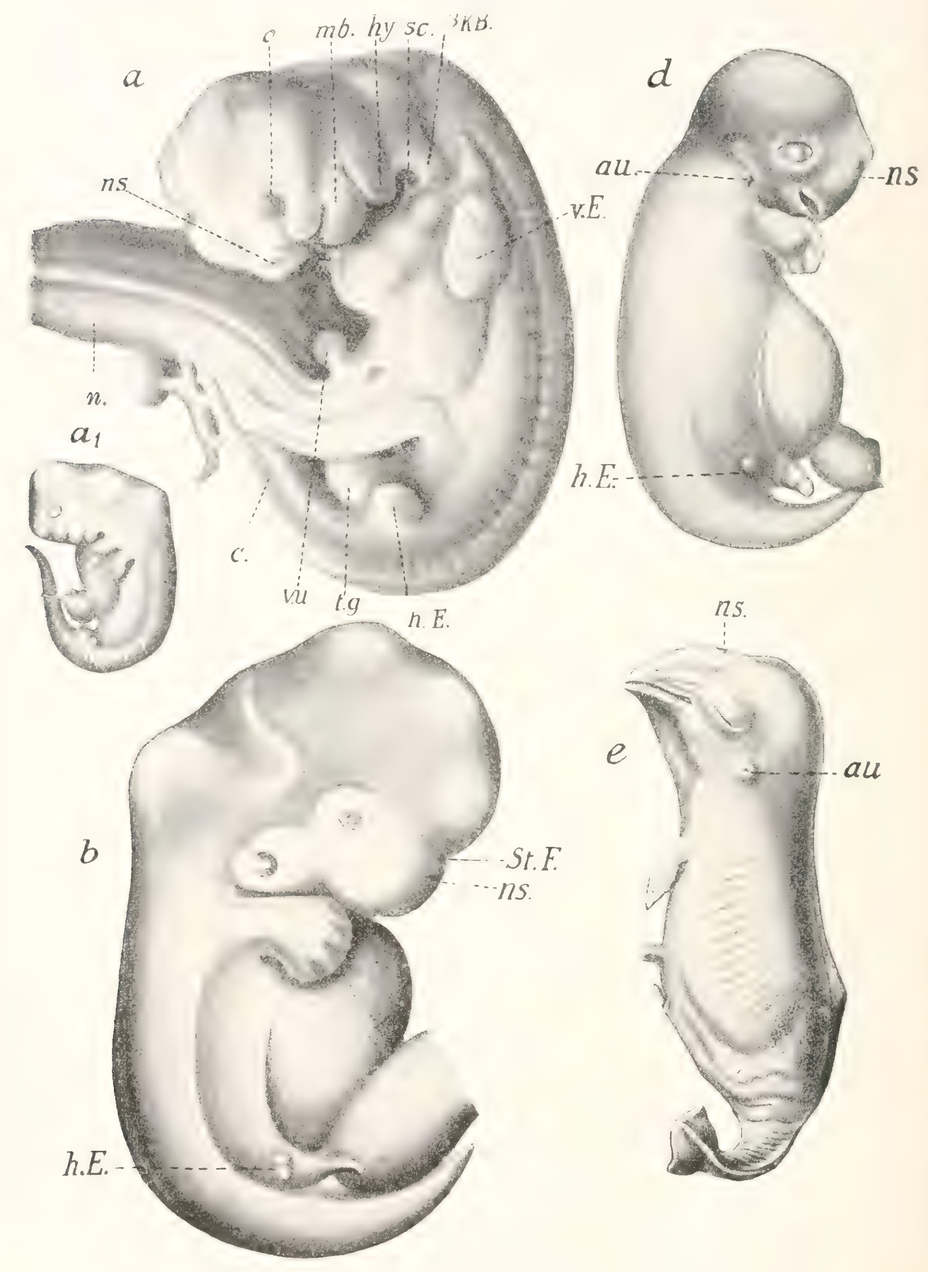
Figur 49. Embryo von Manis javanica nach Weber (1891). Vergr. 5 : 1.

D. Natantia. Die Familien der Fischsäugetiere, der Natantia, stehen ja durchaus nicht alle miteinander in naher stammesgeschichtlicher Verwandtschaft. Offenbar haben sich recht verschieden geartete Säuger dem Wasserleben angepaßt und viele ins Auge fallende Aehnlichkeiten unter ihnen sind als Konvergenzerscheinungen aufzufassen. Ich wähle hier als Repräsentanten der Natantia den Delphin und gebe eine Reihe von Delphinembryonen nach Guldberg (A. L. III_{10}, 1894 und 99) und Kükenthal (A. L. III_{10}, 1893) wieder.

Fig. 50 a stellt einen Embryo von Phocaena communis von 7 mm N.-L. nach Guldberg (1899) dar. Am Kopfe des Embryos fällt die starke Absetzung des Vorderhirngebietes gegen das Mittelhirngebiet auf weiter die geringe Entwickelung des Nasengrübchens. Im Halsgebiete erkennen wir einen sehr weiten Sinus cervicalis (praecervicalis). Das Merkwürdigste an dem Embryo sind die wohl entwickelten hinteren Extremitäten. Zu erwähnen sind außerdem noch das stark ausgesprochene Tuberculum genitale und die kräftige Schwanzanlage. Die Schwanzanlage tritt besonders in der Nebenfigur 50 a_1 gut hervor, welche denselben Embryo nach einer anderen Abbildung Guldberg's bei geringerer Vergrößerung wiedergiebt.

Bei einem 17 mm langen Phocaenaembryo Fig. 50 b, dessen Abbildung wir auch Guldberg verdanken, ist am Kopfe die „Stirnfurche“, *St. F.* im Gebiete des Vorderhirnes bemerkenswert. Der Nackenhöcker ist noch deutlich und der Sinus rhomboïdalis schimmert durch. Die vorderen Extremitäten sind kräftig entwickelt und zeigen die Finger-

anlagen. Die hinteren Extremitäten sind ganz rudimentär[1], viel kleiner als das stark vorspringende Geschlechtsglied.



Figur 50. Cetaceen (a).

1) Daß es sich hier wirklich um hintere Extremitäten und nicht um die Anlagen der Milchdrüsen handelt, wie Kükenthal meinte, erscheint mir durch Guldberg's neue Untersuchungen (1899) definitiv klargelegt.

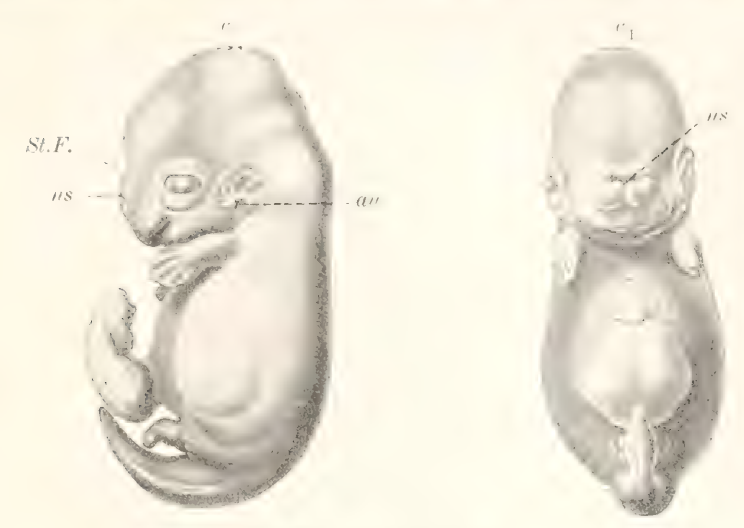


Fig. 51. Cetaceen (b).

Erklärung der Figur 50 und 51. Cetaceen.

Fig. a, a_1, b, c, c_1 und e. Embryonen von Phocaena communis; a, a_1, b nach GULDBERG (A. L. III_{10}, 1894 und 1899); c, c_1 und e nach KÜKENTHAL (A. L. III_{10}, 1893). — Fig. d. Embryo von Lagenorhynchus acutus GRAY (Delphinus acutus) nach GULDBERG (A. L. III_{10}, 1894 und 1899).

Vergr. Fig. a 10:1; a_1 4:1; b 5:1; c, c_1, d 2,5:1; e 1:1.

C. Schwanz. *hy.* Hyoidbogen. *h.E.* hintere Extremität. *3KB.* 3. Kiemenbogen. *mb.* Mandibularbogen. *ns* Nasenanlage. *o* Auge. *sc.* Sinus cervicalis (praecervicalis). *t.g.* Genitalhöcker. *n.* Nabelstrang. *v.E.* vordere Extremität. *v.u.* Dotterbläschen.

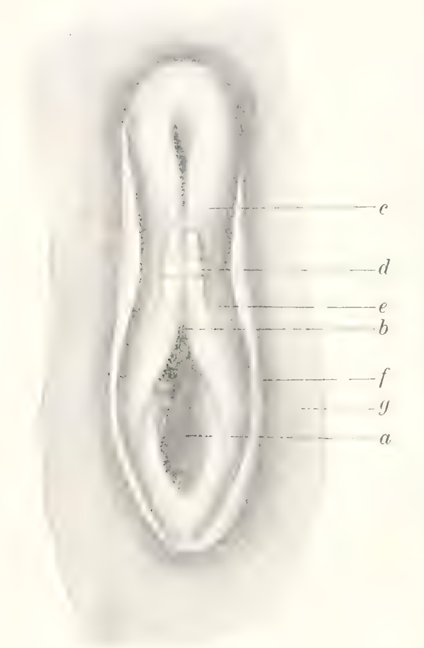
Fig. 51 c und c_1 bilden einen Embryo von Phocaena communis von ebenfalls 25 mm Länge nach KÜKENTHAL ab. In der Profilansicht Fig. 51 c ist der Nackenhöcker noch zu erkennen. Etwas unter der „Stirnfurche" sieht man die unpaare Nasenöffnung. Um das Ohr herum sind, wenn auch schwach, Höcker aufgetreten. Zur Seite des Geschlechtsgliedes liegen die Anlagen der Milchdrüsen; der Schwanz zeigt die Flossenanlagen. Den gleichen Embryo von vorn giebt Fig. 51 c_1.

Sehr merkwürdig sieht ein 25 mm langer Embryo von Lagenorhynchus acutus GRAY (Delphinus acutus) aus, den ich in Fig. 50 d nach GULDBERG wiedergebe. Der Nackenhöcker ist geschwunden, ein Hals eben angedeutet. Die vorderen Extremitäten beginnen ihre definitiven Formen anzunehmen. Die hinteren Extremitäten sind verschwunden, doch konnte GULDBERG an ihrer Stelle noch eine kleine, nicht scharf begrenzte Erhebung nachweisen.

Ein wesentlich älteres Stadium von Phocaena communis, das in Form der Schnauze und des Kopfes, wie im Mangel des Halses, der Herausbildung der Flossen und überhaupt in der ganzen Körperform sich dem fertigen Tiere bereits viel mehr annähert, zeigt Fig. 50 e.

F. Perissodactylen. Von den Perissodactylen mag hier ein von P. MARTIN (A. L. III_{10}, 1890) beschriebener, dem Muttertiere 21 Tage nach der Begattung entnommener Pferdeembryo abgebildet werden (Fig. 52).

Ich hebe ausdrücklich hervor, daß der Embryo sehr wohl — dafür sprechen andere Beobachtungen — jünger sein kann, denn die Ovulation braucht der Begattung nicht unmittelbar gefolgt zu sein. Der Embryo zeigt zwei niedrige Medullarwülste, welche eine schmale Medullarrinne begrenzen, er hat 4 Ursegmentpaare, welche in cranio-caudaler Richtung an Größe abnehmen. Caudal umgreifen die Medullarwülste die Primitivgrube und die Primitivrinne. Während der eigentliche Embryo den jungen Schafembryonen sehr gleicht, ist die mächtige Ausbildung der Primitivrinne eine Erscheinung, wie ich sie sonst bei Säugern nicht kenne. Genauere Einzelheiten giebt die Figurenerklärung.



Erklärung der Figur 52. Perissodactylen. Pferdeembryo vom 21. Tage nach P. Martin (A. L. III_{10}, 1890). Vergr. 20 : 1.

a Primitivrinne, sehr breit. *b* Primitivgrube, schmal und tief; darunter der Kopffortsatz, welcher an der Grube massiv ist und sich weiter vorne als Chordarinne fortsetzt. In der Mitte der Primitivrinne verläuft der nur cranial mäßig verdickte Primitivstreif. *c* Medullarrinne, am Caudalende schmal und seicht, dann schmal und tief, weiter vorne breit und tief, ganz vorne flach. *d* Ursegment. Die Ursegmente hängen noch vollkommen mit dem seitlichen Mesoderm zusammen; die Ursegmenthöhlen sind spaltförmig. *e* Parietalzone. *f* Area pellucida. *g* Area opaca.

Die Figur ist nach der Originalzeichnung P. Martin's kopiert. Herr Martin hatte auch die Freundlichkeit, die Serie noch einmal genau zu kontrollieren, und in der hier gegebenen Figurenerklärung bin ich seiner Mitteilung fast wörtlich gefolgt.

G. Artiodactylen. Von den Artiodactylen betrachten wir zunächst die Körperausgestaltung des in dieser Gruppe sehr central stehenden Schweines. Mit den Embryonen des Schweines vergleichen wir einige Embryonen von Reh und Schaf.

Die Figg. 53 a — d_2, welche jüngere Schweineembryonen darstellen, sind nach einer Modellserie gezeichnet, welche F. Ziegler nach Plattenmodellen von mir gearbeitet hat. Größere Abbildungen davon habe ich in meiner Normentafel des Schweines gegeben (Keibel, A. L. II, 1897). Fig. 53 a ist einem Muttertier entnommen, das 14 Tage 16 Stunden vor dem Schlachten belegt worden war. Der Primitivstreif ist bei diesem Keime bereits auf die hintere Hälfte der Keimscheibe beschränkt. Vor der Primitivstreifenregion sehen wir die erste Anlage der Medullarrinne und der Medullarwülste. Die Medullarrinne reicht bis an das vordere Ende der Keimscheibe, ihr hinteres Ende schickt sich bereits an, das vordere Ende des Primitivstreifens zu umgreifen. Die Gegend vor dem vorderen Ende des Primitivstreifens ist leicht aufgewulstet, und dieser

Wulst bildet den Boden des hinteren Teiles der Medullarrinne. Ein kleiner Höcker vor dem vorderen Ende der Medullarrinne entspricht dem vorderen Ende des Kopffortsatzes. Die hintere Darmbucht ist bereits gut ausgebildet, auch macht sich am hinteren Ende der Keimscheibe schon die mesodermale Allantoisanlage bemerkbar. Die ganze Keimscheibe ist von einer zusammenhängenden Amnionfalte umgeben.

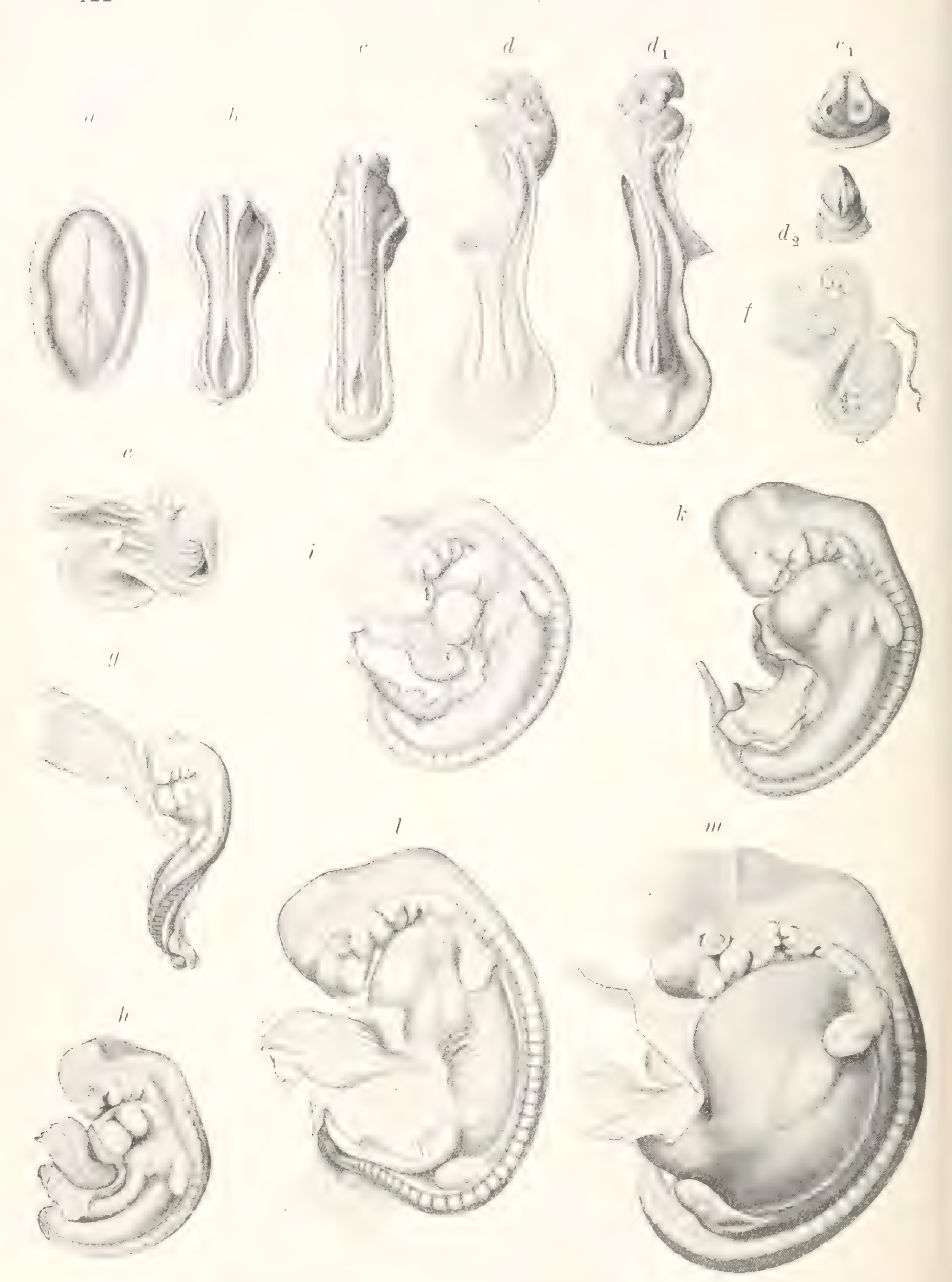
Der Embryo Fig. 53 b ist dem Muttertiere 16 Tage 13 Stunden nach der Begattung entnommen. Der Embryo ist noch flach ausgebreitet, der Darmnabel ist sehr weit, das Kopfende nur wenig vom Ei abgehoben. Dementsprechend ist die Kopfdarmbucht nur flach, während die weit in der Entwickelung vorausgeeilte Schwanzdarmbucht schon recht tief ist. Der Embryo hat 6 Ursegmentpaare. Der Bereich des späteren Gehirnes hebt sich bereits gegen das zukünftige Rückenmark ab und zeigt Spuren von Gliederung. Der Primitivstreif ist stark reduziert. Bei durchfallendem Lichte konnte man die entodermale Allantoisanlage durchschimmern sehen.

Der Embryo Fig. 53 c wurde dem Muttertiere 16 Tage nach der Begattung entnommen. Der Kopfteil des Embryos, der sich kräftiger abzuheben beginnt, ist ein wenig über die ventrale Seite gebogen. Das Medullarrohr hat sich von zwei Stellen aus zu schließen begonnen, zwischen denen es noch an einer kleinen Stelle zwischen dem 2. und 3. Ursegmentpaare klafft. Vom Primitivstreifen ist nur ein unbedeutender Rest übrig. Der Embryo hat 10—11 Ursegmentpaare. Bemerkenswert ist, daß, trotzdem die Medullaranlage im Gebiet des Vorder-, Mittel- und Hinterhirnes noch weit offen ist, die Scheitelbeuge bereits deutlich in die Erscheinung getreten ist. Auch die primären Augenbläschen sind, wie man an Fig. 53 b_1 deutlich erkennt, schon angelegt. Die erste Kiementasche erreicht an einer kleinen Stelle das Ektoderm. Der schmale Wulst lateral von den Urwirbeln verdankt sein Entstehen dem Wolff'schen Gange, der dem Ektoderm dicht angepreßt endet.

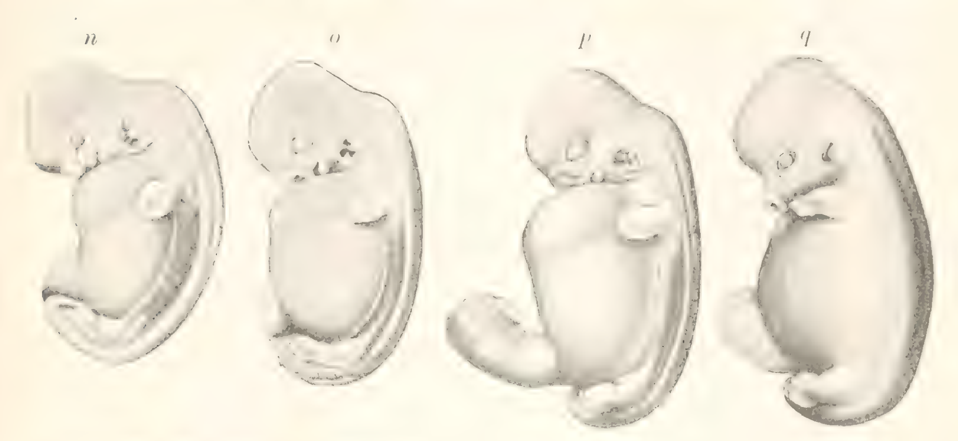
Der Embryo Fig. 53 d ist dem Muttertiere 14 Tage 19 Stunden nach der Begattung entnommen. Außer der Scheitelbeuge haben wir eine Spiraldrehung des Embryos von rechts nach links zu verzeichnen, so daß man in der Fig. 53 d, die das Kopfende genau im Profil giebt, das Caudalende von der ventralen Seite sieht. Aeußerlich sind zwei Kiemenfurchen zu erkennen, aber auch die 3. Kiementasche ist bereits angelegt. Die Fig. 53 d_1 zeigt denselben Embryo genau von vorn; er ist in dem interessanten Stadium, das den vorderen Neuroporus kurz vor seinem Schlusse zeigt. Vergleichen wir die Figg. 53 c_1 und d_1, so können wir uns eine gute Vorstellung davon machen, wie der Verschluß des Medullarrohres im Kopfgebiet zustande kommt.

Fig. 53 e, dem Muttertiere 17 Tage nach der Begattung entnommen, zeigt einen Embryo mit 19 Ursegmentpaaren, bei dem die Spiraldrehung wesentliche Fortschritte gemacht hat. Die Allantoishörner beginnen frei zu werden; ein beträchtlicher Teil der Herzgegend hat sich vom Dottersacke abgehoben. Das Medullarrohr ist bei diesem Embryo im Bereich der Augenblasen und caudal je an einer ganz kleinen Stelle noch offen. Vom Primitivstreifen lassen sich die letzten Reste nachweisen; die Schwanzknospe beginnt sich zu bilden.

Der Embryo Fig. 53 f ist ebenso alt wie der eben beschriebene; abgesehen von der Spiraldrehung ist das caudale Ende des Embryos eigentümlich nach oben geschlagen; die Nackenbeuge beginnt sich auszubilden. Die Verbindung zwischen Darm und Allantois liegt jetzt bereits ventral, nicht



Erklärung der Figur 53. Schwein a. Alle Figuren sind aus der Normentafel des Schweines nach Keibel (A. L. II, 1897) reproduziert. Vergr. der Fig. a, b, c, c_1, d, d_1, d_2 10 : 1, der Fig. e—m 5 : 1. — Genauere Beschreibung im Text.



Erklärung der Figur 54. Schwein b. Alle Figuren nach KEIBEL (A. L. II, 1897). Vergr. der Fig. n—q 2,5 : 1. — Genauere Beschreibung im Text.

mehr caudal. Die Herzgegend ist ganz abgehoben, vom Primitivstreifen sind nur rudimentäre Reste nachzuweisen, und die Schwanzknospe hat sich gebildet.

Der 17 Tage 12 Stunden alte Embryo Fig. 53 g zeigt die Spiraldrehung auf der Höhe ihrer Entwickelung, eine Zusammenkrümmung, welche sich in den Zwischenstadien von Fig. 53 f und g herauszubilden pflegt, geht in diesem Stadium, wohl mitbedingt durch die starke Entwickelung der Urniere, wieder zurück. In der Kopfregion ist der Oberkieferfortsatz bemerkenswert. Im Sinus cervicalis (praecervicalis) wird ein 4. Kiemenbogen kenntlich. Die Ohrgrübchen sind geschlossen, die Nackenbeuge ist stärker geworden. Die vorderen und auch die hinteren Extremitäten sind angelegt.

Der Embryo Fig. 53 h ist dem Muttertiere 20 Tage nach der Begattung entnommen. Die Spiraldrehung des Embryos hat jetzt bereits abgenommen, dagegen hat sich eine starke Zusammenbiegung in cranio-caudaler Richtung ausgebildet. Alle 4 Extremitäten haben Flossenform. Die Riechgrübchen beginnen sich einzusenken, und die Linsengrübchen treten auf. Eine durch die Urniere hervorgerufene Vorwulstung der seitlichen Leibeswand tritt deutlich hervor. Auch die Leberanlage kann man jetzt in dem Felde zwischen der unteren Grenze des Herzens, der oberen Grenze des Urnierenwulstes und der vorderen Extremität von außen erkennen. Der Nackenhöcker ist sehr deutlich ausgeprägt, auch der Höcker dorsal von der Ansatzstelle der vorderen Extremität ist als typisch zu betrachten, er entspricht dem von HIS beschriebenen Rücken- oder Dorsalhöcker.

Embryo Fig. 53 i, der dem Uterus 20 Tage nach der Begattung entnommen war, zeigt einen weiteren Rückgang der Spiraldrehung; zugleich hat die Zusammenkrümmung in cranio-caudaler Richtung ihren Höhepunkt erreicht. Der Nackenhöcker ist sehr deutlich und ebenso der Höcker über dem Ansatz der oberen Extremität (Rücken- oder Dorsalhöcker, HIS). Im Kopfgebiet tritt die Linsenanlage und das Nasengrübchen deutlich hervor; man erkennt den medialen und den lateralen Nasenfortsatz. Im Rumpfe beginnt die Leber deutlicher zu werden, man kann durch die durchsichtigen Bauchdecken hindurch sehen, wie sie sich anschickt in Lappen zu zerfallen; immerhin aber steht das Gebiet der Leber noch weit hinter dem der Urniere und des Herzens zurück.

Der 20 Tage nach der Begattung dem Muttertiere entnommmene Embryo Fig. 53 k zeigt nur noch eine geringe Spiraldrehung, und auch die Zusammenbiegung des Rumpfes in cranio-caudaler Richtung ist geringer geworden; dagegen ist der Nackenhöcker sehr gut ausgeprägt, und auch der Rückenhöcker, dorsal von der Ansatzstelle der oberen Extremität, ist deutlich. Am Kopfe fällt schon jetzt die verhältnismäßig starke Ausbildung des Nasengebietes auf und weist auf den späteren Rüssel hin. Im Rumpfgebiet tritt die Leber an Ausdehnung in Konkurrenz mit dem Herzen.

Bei dem Embryo Fig. 53 l ist die Streckung des Rumpfes bedeutend weiter vorgeschritten und wohl im Zusammenhang damit der Höcker dorsal von dem Ansatz der vorderen Extremität völlig verschwunden. Im Kopfgebiet sieht man die Gliederung des Gehirnes und die großen Ganglien durch die noch dünnen mesodermalen Hüllen und das Ektoderm hindurch zur Geltung kommen. Die vordere Extremität beginnt sich zu gliedern, während die hintere noch Flossenform hat.

Beim Embryo Fig. 53 m tritt die Rüsselbildung schon recht deutlich hervor. Im Auge wird das reichlich angelegte Pigment der Retina auch äußerlich kenntlich. Ums Ohr haben sich die Ohrhöckerchen angelegt, ja, man kann bei genauem Zusehen schon die Stelle der späteren Ohrspitze angeben. Der Sinus cervicalis hat sich sehr verengt. Am Rumpfe ist die Milchlinie angelegt. Sowohl an den vorderen als an den hinteren Extremitäten hat die Gliederung Fortschritte gemacht, an beiden ist die Endplatte angelegt, und an der Endplatte der vorderen Extremität erkennen wir sogar recht deutlich die Anlagen der beiden Hauptstrahlen. Zwischen Nabelstrang, Schwanz und hinterer Extremität sieht man einen Teil des Geschlechtshöckers.

Bei dem Embryo Fig. 54 n hat sich der Rumpf gestreckt, die Ohrspitze ist nicht zu verkennen. Die Formen des Kopfes sind gerundeter, das Gehirn tritt in seinen einzelnen Abteilungen nicht mehr so deutlich hervor, und die Bildung des Rüssels hat wesentliche Fortschritte gemacht.

Beim Embryo Fig. 54 o ist der Rumpf ganz gestreckt, sein Nackenhöcker ist etwas kleiner geworden, aber immerhin noch sehr ausgeprägt. Die Rautengrube ist von außen nur noch schwach kenntlich. Der Kopf macht Miene sich aufzurichten. Das Herz beginnt der Leber gegenüber zurückzutreten, die Milchleiste zeigt in ihrem ganzen Verlauf Anschwellungen. An den vorderen Extremitäten erkennt man die Anlagen der Nebenstrahlen, an den hinteren die Hauptstrahlen.

Beim Embryo Fig. 54 p hat die Gestaltung des Kopfes weitere Fortschritte gemacht, die Formen des Schädelteiles sind mehr gerundet, der Nackenhöcker ist recht bedeutend zurückgebildet, die Rautengrube von außen kaum noch kenntlich. An Stelle der Augenbrauen und an der Schnauze sieht man deutlich Haaranlagen. Die Spitze der vorderen Extremität zeigt nicht mehr caudal-, sondern ganz ventralwärts. Die Gliederung der Milchlinie hat Fortschritte gemacht, indem die Milchhügel nur noch wenig zusammenhängen. Das Herz ist bei diesem Embryo noch verhältnismäßig groß im Vergleich zu der Leber.

Der Embryo Fig. 54 q ist schon auf den ersten Blick als typisches Schwein zu erkennen. Der Rüssel tritt mächtig hervor, die Haaranlagen an Schnauze und Augenbrauen sind ganz scharf ausgeprägt; auch unter dem Auge und auf der Wange findet man Haaranlagen. Die Ohrspitze beginnt sich von der dorsalen Seite her über die Ohröffnung zu decken. Der Nackenhöcker ist nur eben angedeutet. Die Ausbildung der Extremi-

täten hat Fortschritte gemacht. Die vordere Extremität hat sich so gedreht, daß man die untere Fläche der Hand fast caudal sieht. Die Milchleiste ist zwischen den Milchhügeln verschwunden. Das Herz tritt bei der Gestaltung des Rumpfes sehr in den Hintergrund.

Zum Vergleiche mit der ziemlich vollständigen Reihe von Schweineembryonen gebe ich nun noch einige Embryonen von Reh und Schaf. Die jüngeren Stadien von Embryonen des Schafes, des Rehes und der Ziege gleichen den entsprechenden Embryonen des Schweines sehr, aber noch ähnlicher sind sie untereinander, so daß ich, trotzdem ich von Schaf und Reh eine ganze Anzahl Embryonen und auch einige Ziegenembryonen gesehen habe, mich bis jetzt nicht getrauen würde, sichere Unterscheidungsmerkmale anzugeben. Auch in mittleren Stadien ist die Aehnlichkeit noch sehr weitgehend. So hat noch der Schweineembryo Fig. 53 h mit dem nach BONNET (A. L. III_{10}, 1889) wiedergegebenen Schafembryo Fig. 55 a_1 große Aehnlichkeit; aber es lassen sich doch auch schon Unterschiede herausfinden, welche nicht etwa darauf beruhen, daß die Stadien sich nicht genau entsprechen; so ist das Gebiet, das Herz, Leber und Urniere für sich in Anspruch nimmt bei beiden Embryonen verschieden; Herz und Urnierengebiet prävalieren beim Schweine, beim Schafe erscheint das Lebergebiet bereits verhältnismäßig groß. Ein wenig weiter, aber den beiden eben besprochenen Embryonen von Schaf und Schwein recht ähnlich, ist der Embryo Fig. 55 a vom Reh. Den Embryo Fig. 55 b vom Reh vergleiche man mit dem Embryo Fig. 53 m vom Schwein; auch hier wird man neben großer Aehnlichkeit einzelne Unterschiede finden. Ich hebe hervor, daß der Rumpf des Rehembryos viel schlanker ist als der des gleichweit entwickelten Schweines. Auf das Fehlen der ausgedehnten Milchlinie beim Reh sei nur nebenbei hingewiesen. Dann vergleiche man den Schweineembryo Fig. 54 o mit dem Rehembryo Fig. 55 c und dem Schafembryo Fig. 55 b_1. Es wird sofort auffallen, wie viel näher trotz mancher Unterschiede sich Reh- und Schafembryo gegenüber dem Schweineembryo stehen.

Schweineembryo Fig. 54 q wäre dann mit dem Schafembryo Fig. 55 c_1 zu vergleichen. Ich hebe den ausgesprocheneren Nackenhöcker und die längeren Extremitäten beim Schafe hervor, ferner mache ich auf den prächtigen Schwanzfaden aufmerksam, den der Schafembryo Fig. 55 c_1 an der Spitze seines Schwanzes trägt.

Die Fig. 55 d vom Reh und Fig. 55 d_1 und d_2 vom Schaf illustrieren dann einen eigentümlichen Vorgang, wie man ihn früher nur bei Beuteltieren kannte, wie ich ihn aber auch bei Schaf und Reh nachweisen konnte (KEIBEL, A. L. III_{10}, 1899). Es handelt sich um die während des Embryonallebens eintretende epitheliale Verwachsung eines großen Teiles der Mundspalte. Außerdem werden bei Schaf und Reh nicht nur, wie bei anderen Wirbeltieren, die äußeren Nasenlöcher durch epitheliale Wucherungen verschlossen, sondern das Epithel quillt geradezu aus den äußeren Nasenlöchern heraus. Und nun ist weiter interessant, daß, trotzdem im Prinzip bei Schaf und Reh die Vorgänge ganz gleich sind, sie in scheinbar ganz nebensächlichen Aeußerlichkeiten typische Abweichungen zeigen. Beim Reh erscheinen die aus dem äußeren Nasenloche hervorragenden Epithelwucherungen immer als zwei zierliche, spitzige Hörnchen, beim Schaf als zwei kleine Knollen.

a *b* *c*

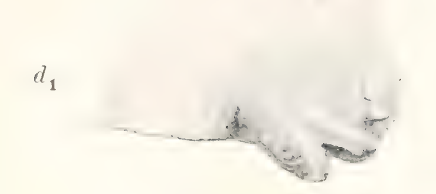
d

*b*₁ *c*₁

*a*₁

*d*₂

*d*₁





Erklärung der Figur 55. Reh und Schaf.

Fig. a. Reh vom 11. I. 1899. Vergr. 5 : 1.
Fig. b. Reh vom 21. XII. 1899. Vergr. 5 : 1.

Fig. c. Reh vom 11. I. 1899. Vergr. 2,5 : 1. Mundspalte teilweise verwachsen. Aus der Nase ragt ein spitziger Epithelzapfen. Unter dem Kinn rudimentäre „Glocken“-Anlage.

Fig. a_1. Schafembryo von 20 Tagen nach BONNET. Vergr. 5 : 1.

Fig. b_1 und c_1. Schafembryonen. Vergr. 2,5 : 1. Embryo c_1 hat einen sehr schönen Schwanzfaden; die Mundspalte beginnt epithelial zu verwachsen.

Fig. d_1 und d_2. Schnauze eines älteren Schafembryos von der Seite und von vorn. Vergr. 4 : 1. Aus der Nase ragt ein rundlicher Epithelknollen hervor, die Mundspalte ist zum großen Teil epithelial verwachsen.

Für die Körperausgestaltung der Artiodactylen vergleiche man sonst noch die Abbildung, welche MARTIN (A. L. II, 1901) von Rind- und Schafembryonen in seinem Lehrbuch der Anatomie der Haustiere giebt und SELENKA's (A. L. III_{10}, 1891) Abbildungen von Tragulusembryonen.

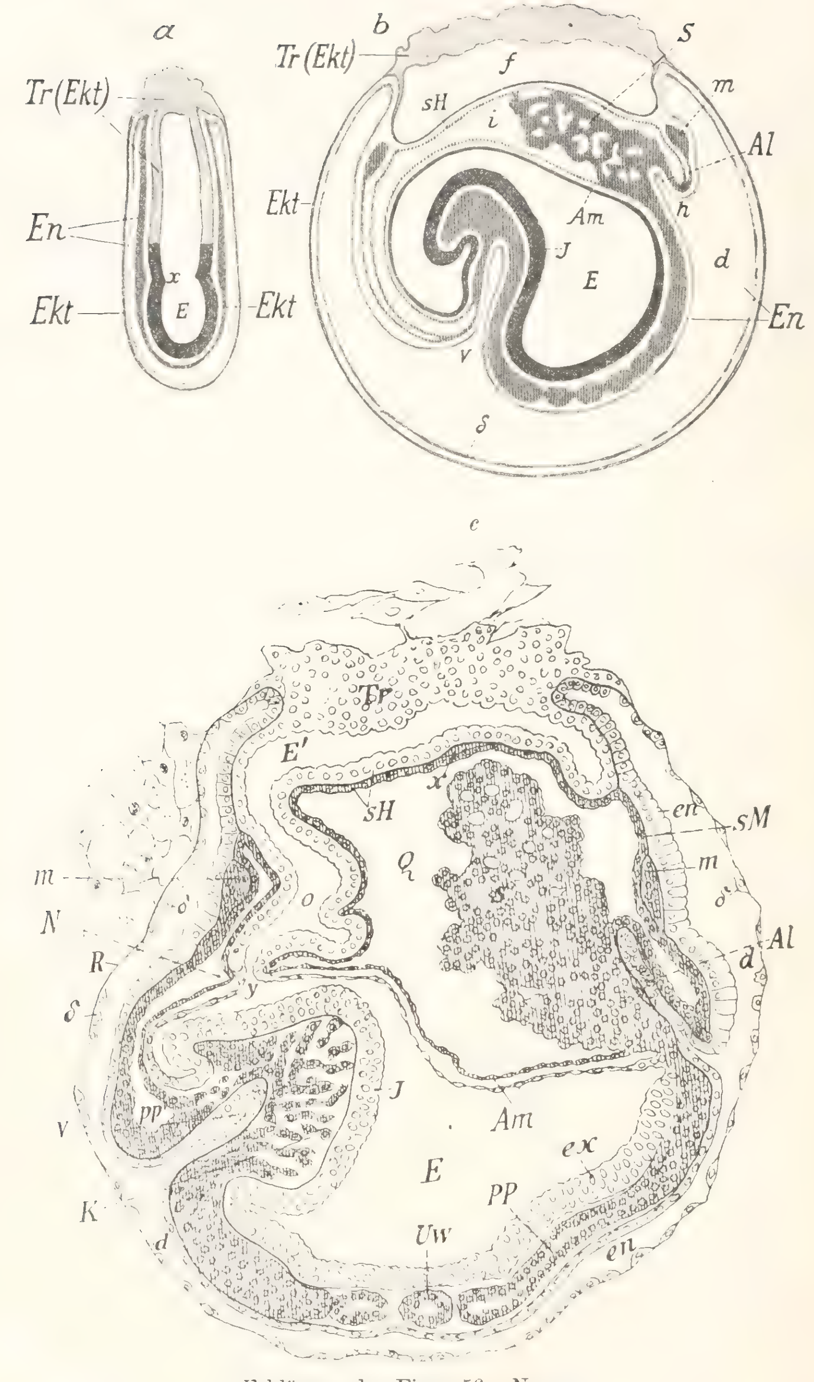
H. Proboscidier. Jüngere Embryonen von Elephanten sind nicht bekannt. Der Elephantenfötus, den TURNER (1881) beschreibt und abbildet, zeigt bereits durchaus die typischen Charaktere, welche das erwachsene Tier auszeichnen.

J. Lamnugiae. Auch über die Entwickelung der Lamnugiae ist nichts bekannt.

K. Rodentia. In der familien- und artenreichen Gruppe der Nager ist die Inversion der Keimblätter sehr verbreitet. Sie ist bekannt und in sehr verschiedener Weise ausgeprägt bei den Muriden, Arviculiden und Subungulaten, wird aber wohl auch sonst noch vorkommen. Bei anderen Nagern, z. B. den Leporiden, ist keine Inversion der Keimblätter vorhanden. Nachdem das Rätsel, welches die Inversion der Keimblätter den Embryologen aufgegeben, wie ich bereits einleitend kurz ausführte, durch die glänzenden Untersuchungen KUPFFER's (1882) und vor allem SELENKA's (1882 und A. L. III_{10}, 1883) gelöst ist, macht es keine Schwierigkeiten, den Entwickelungsgang aller Nager in den allgemeinen Typus der Säuger einzufügen, so wunderlich auch vorübergehend die Embryonen mancher Nager, z. B. von Meerschweinchen, Maus und Ratte, aussehen. Ich bringe hier einige Embryonen von der Ratte zur Darstellung. Ueber die jungen Stadien, bei denen die Umkehr der Keimblätter auf der Höhe steht und die Uebergangsstadien, in welchen die Embryonen die bei Säugern gewöhnliche Form annehmen, giebt es leider keine guten Abbildungen von ganzen Embryonen. Ich verweise hier zunächst auf die beiden schon besprochenen Schemata nach SELENKA und schließe daran einige Abbildungen von Rattenembryonen nach HENNEBERG (1899) aus Stadien, in welchen die Folgen der Keimblätterinversion für die Embryonen ausgeglichen sind. Die Embryonen haben nun vollkommen den Typus anderer Säugerembryonen.

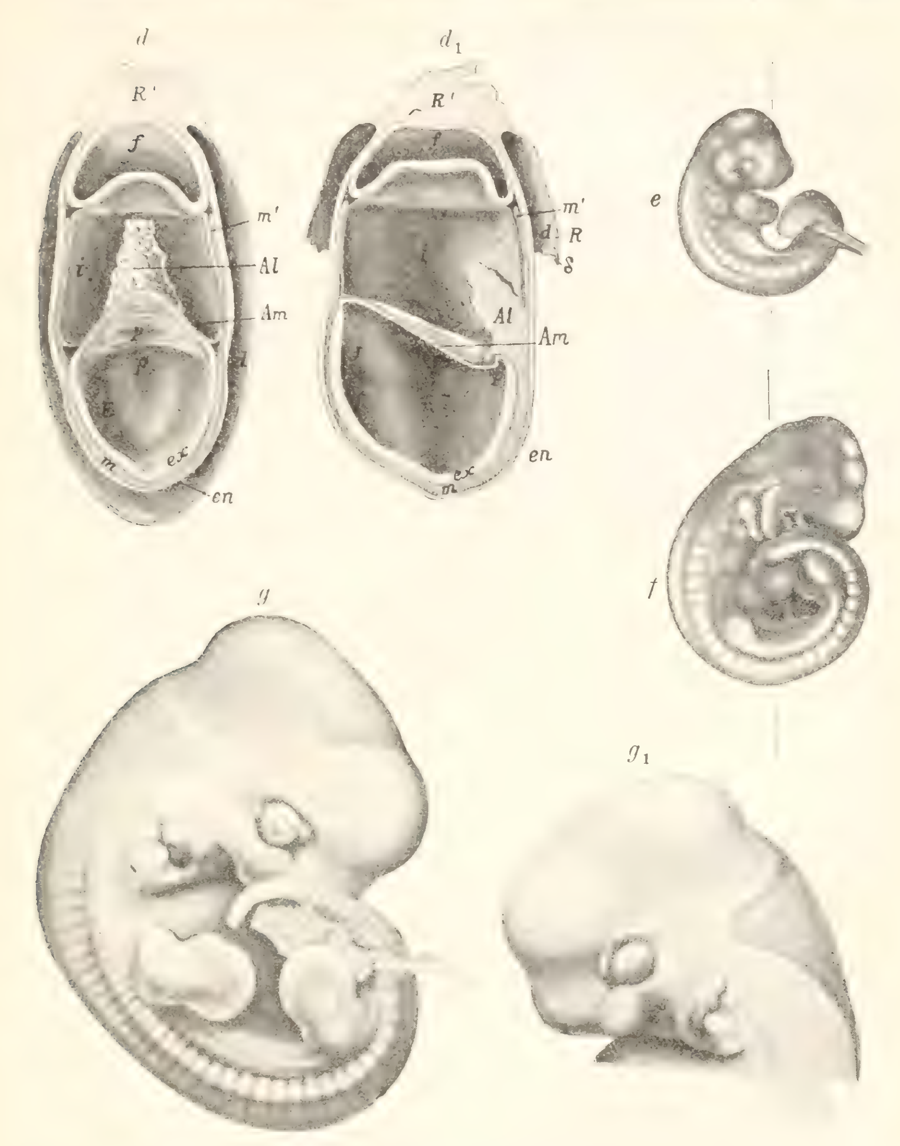
In Fig. 56 e sehen wir das Herz stark vorspringen und die oberen Extremitäten angelegt.

Der Embryo, welcher in früheren, dem Schema Fig. 56 b entsprechenden Stadien über den Rücken gekrümmt war, hat sich bereits stark über die Bauchseite gebogen und beginnt sich zugleich spiralig aufzurollen. In Fig. 56 f hat diese Aufrollung über die ventrale Seite ihren Höhepunkt erreicht. Das Schwanzende schiebt sich an der Stirngegend des Kopfes vorbei bis an das caudale Ende der Kiemenregion vor. Dabei ist ein Nackenhöcker noch nicht zu erkennen. Auch die



Erklärung der Figur 56. Nager.

Fig. a (64) und b (61) nach Selenka (A. L. III_{10}, 1884, Taf. XVI, Fig. 64 und 61). 2 Schemata zur Erläuterung der Inversion der Keimblätter bei der Ratte,



Figur 56. Nager (Fortsetzung).

Mus decumanus. Fig. a und b sind als mediane Sagittalschnitte gedacht. In Fig. a ist noch kein Mesoblast angelegt, in Fig. b ist der gesamte Mesoblast schraffiert.

In Fig. a ist der Ektoblast der Embryonalanlage und ihrer Umgebung schwarz, der damit zusammenhängende Ektoblast des „Trägers" heller, ebenso der mit dem „Träger" zusammenhängende hinfällige Ektoblast, welcher das Ei zum größten Teil begrenzt.

Abkürzungen, welche für Fig. a gelten: *E* Markamnionhöhle. *Ekt* Ektoblast. *En* Entoblast. *Tr(Ekt)* Träger (aus Ektoblastzellen aufgebaut). *x* Amnionfalten.

Abkürzungen für Fig. b (außer denen bei Fig. a): *Al* entodermale Allantoisanlage. *Am* Amnion. *d* Dottersackhöhle. δ Dottersackzellen. *E* Amnionhöhle (Markamnionhöhle). *i* falsche Amnionhöhle. *h* Allantoispforte. *i* Interamnionhöhle. *J* Kopfregion des Embryos. *m'* Sinus terminalis. *S* mesodermaler Anteil der Allantoisanlage. *sH* seröse Hülle (falsches Amnion). *v* vordere Darmpforte.

Fig. c. Mus musculus nach Selenka (A. L. III_{10}, 1883).

Schnitt durch ein Ei von Mus musculus. Der Schnitt hat die mediane Sagittalebene des Embryo nur annähernd getroffen. Die gesamte Mesodermanlage ist schraffiert.

Al entodermale Allantoisknospe. *Am* Amnion. *d* Dottersackhöhle. δ Dottersackzellen, Dottersack. *E* Amnionhöhle (Markamnionhöhle). *en* Entoderm. *ex* Ektoderm. *m* verdickter Randsaum des visceralen Mesoblastes. *PP* Pleuroperitonealhöhle. *Q* Interamnion (ein Teil des Cöloms). *R* Reichert'sche Membran (aus dem zurückgebildeten Ektoblast hervorgegangen). *sH* seröse Hülle. *S* mesodermaler Teil der Allantois. *Tr* Träger. *Uw* Urwirbel. *v* vordere Darmpforte. *y* Amnionstiel.

Fig. d und d_1. Mus silvaticus nach Selenka (A. L. III_{10}, 1884, Taf. XV, Fig. 40, 41).

Fig. d. Rechte Hälfte einer Keimblase mit erster Anlage der Medullarrinne und mit Primitivstreifen; die Keimblase ist in der Medianebene halbiert. Der Dottersack ist nicht vollständig gezeichnet, sondern bei δ abgerissen gedacht.

Fig. d_1. Die caudale Hälfte derselben Keimblase von Mus silvaticus; der Halbierungsschnitt ist frontal durch die Längsachse gelegt; das gesamte Mesoderm ist schraffiert. Die Zeichnung ist eine graphische Rekonstruktion aus einigen Dickschnitten.

Al Allantois (hier, wo noch keine entodermale Allantoisanlage vorhanden, auf dem mesodermalen Teil der Allantoisanlage angebracht). *Am* Amnion. *d* Dottersackhöhle. *E* Amnionhöhle (Markamnionhöhle). *en* Entoderm. *ex* Ektoderm. *f* falsche Amnionhöhle. *i* Interamnionhöhle. *m* u. *m'* Mesoderme. m_1 hinterer freier Rand des Darmfaserblattes. *R* transitorische Deckzellen (Reichert'sche Zellen). *R'* persistierende Deckzellen oder Trägerzellen (Reichert'sche Zellen).

Fig. e. Rattenembryo von 11 Tagen, 2 mm gr. L., nach Henneberg (1899). Vergr. 10 : 1.

Fig. f. Rattenembryo von 12 Tagen, 3,7 mm gr. L., nach Henneberg (1899). Vergr. 10 : 1.

Fig. g. Rattenembryo (vom 14. Tage) mit ausgebildeter Milchleiste.

Fig. g_1. Kopf desselben Embryos von der linken Seite. Den Embryo verdanke ich Herrn Henneberg.

hinteren Extremitäten sind deutlich angelegt. Beim Embryo Fig. 56 g hat sich der Rückenteil gestreckt, der Embryo hat einen ausgesprochenen Nackenhöcker. Der Schwanz ist stark gewachsen. Die Anlage des äußeren Ohres ist da. Ich hebe weiter die Milchleistenanlage hervor. Dieselbe ist ganz, wie das Henneberg (1899) beschrieben hat, unterbrochen und ihr abdominales Ende läuft dorsal von der hinteren Extremität aus. Fig. 56 g_1 stellt den Kopf des Embryos von der linken Seite dar, ich habe diese Abbildung als Ergänzuug gegeben, weil auf der Ansicht von rechts ein Teil des Gesichtes durch den Schwanz verdeckt war.

Die Fig. 56 c, d und d_1 stellen Abbildungen nach den einander sehr nahestehenden Mus musculus und Mus silvaticus dar. Die Figg. 56 d und d_1 sind von Selenka nach einem Modell von einem Embryo von Mus silvaticus entworfen, bei dem die erste Anlage der Medullarrinne und Medullarplatte vorhanden war und auch der Primitivstreifen noch deutlich ist. Fig. 56 d zeigt einen sagittalen Medianschnitt durch ein solches Modell, Fig. 56 d_1 einen Querschnitt durch das Gebiet der Medullarrinne. Man sieht auf das caudale Ende der Embryonalanlage und erkennt dort den Primitivstreifen mit der Primitivrinne. Auch auf die in das außerembryonale Cölom hineinragende Allantoisanlage, die hier noch ganz aus gewucherten Mesodermzellen besteht, sei hingewiesen. Fig. 56 c zeigt einen annähernd sagittalen Medianschnitt durch einen Embryo von Mus musculus, der in allen für uns hier wesentlichen Punkten mit dem Schema Fig. 56 b übereinstimmt.

L. Insectivoren. Die Embryonen der Insectivoren, von denen mir eine Reihe von Stadien von Erinaceus und Talpa durch eigene

Untersuchung bekannt sind, entfernen sich nicht wesentlich vom allgemeinen Typus der Säuger. Eine Reihe von jüngeren Stadien des Maulwurfes findet man in HEAPE's Arbeit (A. L. III_{10}, 1886) dargestellt: bei der großen Anzahl der sonst gebrachten Abbildungen habe ich von einer Wiedergabe von Insectivorenembryonen abgesehen.

M. Pinnipedier. Die Ausgestaltung der äußeren Körperform bei Pinnipedierembryonen ist nicht bekannt.

N. Carnivoren. Die Entwickelung der Carnivoren verläuft durchaus nach dem allgemeinen Typus der Säugerentwickelung. Sehr schöne Abbildungen jüngerer Hundeembryonen giebt BONNET (1897 und 1901). Auch auf die Abbildungen in BISCHOFF's berühmter Arbeit (A. L. III_{10}, 1845) sei hingewiesen. Jüngere Katzenembryonen sind in PAUL MARTIN's Lehrbuch (A. L. II, 1901) der Anatomie der Haussäugetiere abgebildet; sie gleichen Hundeembryonen entsprechender Stadien außerordentlich. Ich gebe hier einen Hundeembryo in mittlerem Stadium, um zu zeigen, wie der ganze Charakter des Embryos da bereits von den annähernd gleich weit entwickelten Embryonen anderer Säugerordnungen abweicht. Auch für beträchtlich jüngere Embryonen hätte ich das leicht nachweisen können. Dagegen sind die jungen Embryonen der Carnivoren, soweit solche bis jetzt bekannt sind, einander recht ähnlich, wie ich mich selbst an Embryonen von Hund, Katze und Dachs überzeugen konnte.



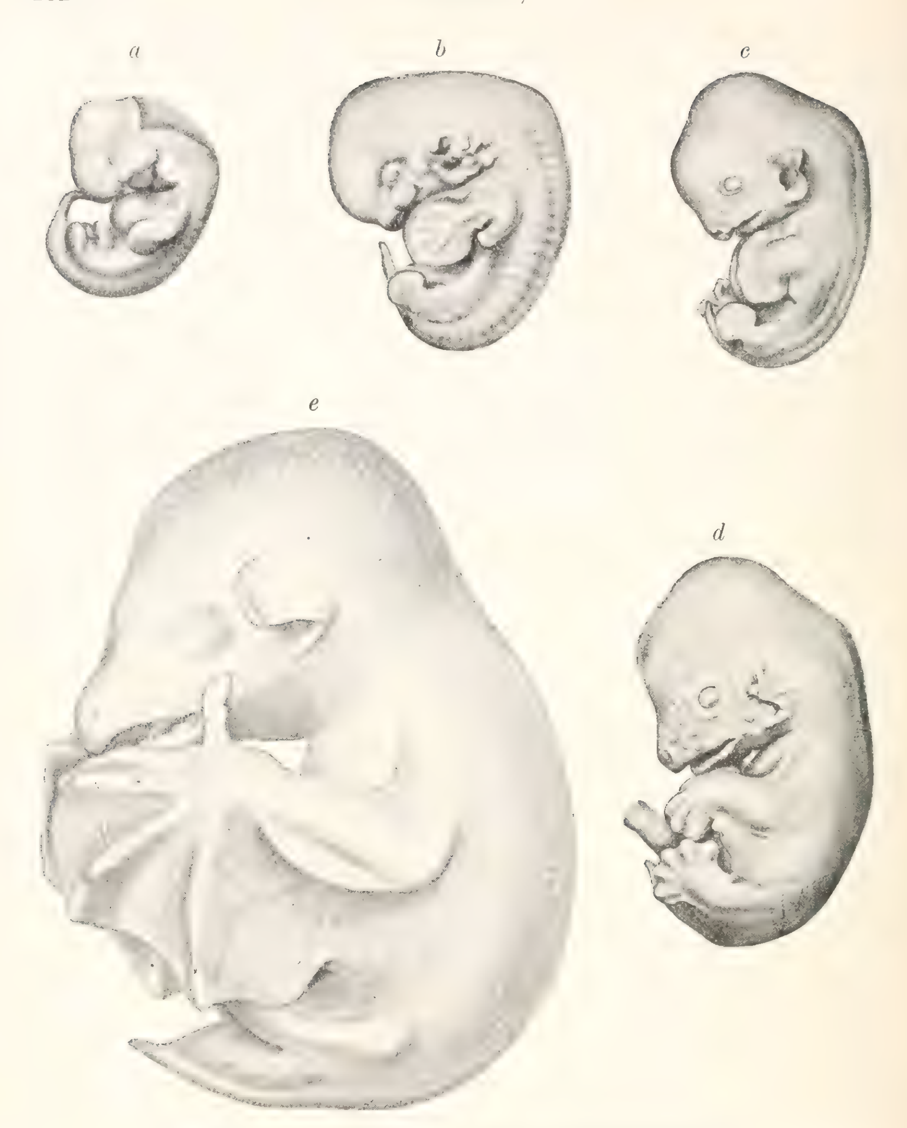
Figur 57. Embryo eines Dachshundes. Vergr. 5:1.

O. Chiropteren. Gute Abbildungen junger Stadien von Chiropterenembryonen kenne ich nicht, doch ist aus den Schnittbildern, welche sich in den Arbeiten von VAN BENEDEN (1898), DUVAL (A. L. III_{10}, 1895—1897, resp. 1899) und SELENKA (A. L. III_{10}, 1892, Heft 5, Keimbildung des Kalong, Pteropus edulis) finden, zu ersehen, daß, von einer Entypie der Keimanlage abgesehen, die Entwickelung der frühen Stadien des eigentlichen Embryos durchaus in den typischen Bahnen verläuft. Von mittleren und älteren Stadien von Fledermäusen besitze ich durch die Güte VAN BENEDEN's eine Anzahl. Einige derselben bilde ich hier ab. Es sind insofern die Stadien, welche uns am meisten interessieren, als sie die Umgestaltung eines noch indifferenten Säugertypus in den Fledermaustypus sehr schön veranschaulichen.

Das jüngste der abgebildeten Stadien (Fig. 58 a) zeigt noch keine Anpassungen an das Fliegen und so kommt noch der allgemeine Embryonaltypus der Säuger zum Ausdruck. Der Embryo hat eine gewisse Aehnlichkeit mit dem abgebildeten Hundeembryo. Bei dem Embryo Fig. 58 b weist die mächtige Ausbildung und besondere Gestaltung der vorderen Extremität bereits auf die beginnende Anpassung an die Lebensweise der ausgebildeten Tiere hin. Auch die Entwickelung des äußeren Ohres ist schon charakteristisch.

Die Embryonen Fig. 58 c, d, e zeigen dann die fortschreitende Entwickelung in der einmal eingeschlagenen Richtung.

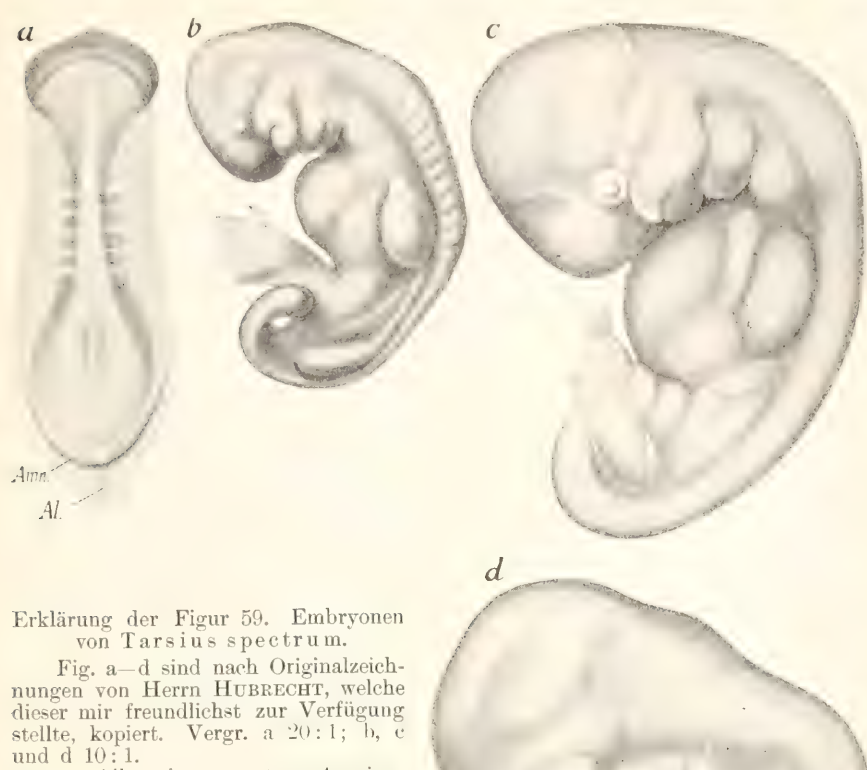
P. Lemuren. Die Ordnung der Lemuren — die Bezeichnung Prosimier ist nach HUBRECHT (1894, 1898) zu verwerfen — enthält



Erklärung der Figur 58. Fledermau'sembryonen.

Fig. a—e. Embryonen von Vespertilio murinus. Die Figuren sind nach Embryonen gezeichnet, welche ich Herrn Prof. van Beneden verdanke.

nach diesem Forscher in der recenten Gattung Tarsius und der fossilen Gattung Anaptomorphus 2 Gattungen, welche von den eigentlichen Lemuren durchaus zu trennen sind. Für Tarsius geht das schon aus der einen Thatsache hervor, daß, während die eigentlichen Lemuren (Lemur und Nycticebus) eine diffuse Placentation haben, sich bei Tarsius eine hochkomplizierte, diskoide Placenta findet. Hubrecht möchte die Gattung Tarsius und Anaptomorphus mit Mensch und Affen als Primaten zusammenfassen und von den Lemuren scharf trennen. Während von den eigentlichen Lemuren jüngere Embryonen



Erklärung der Figur 59. Embryonen von Tarsius spectrum.

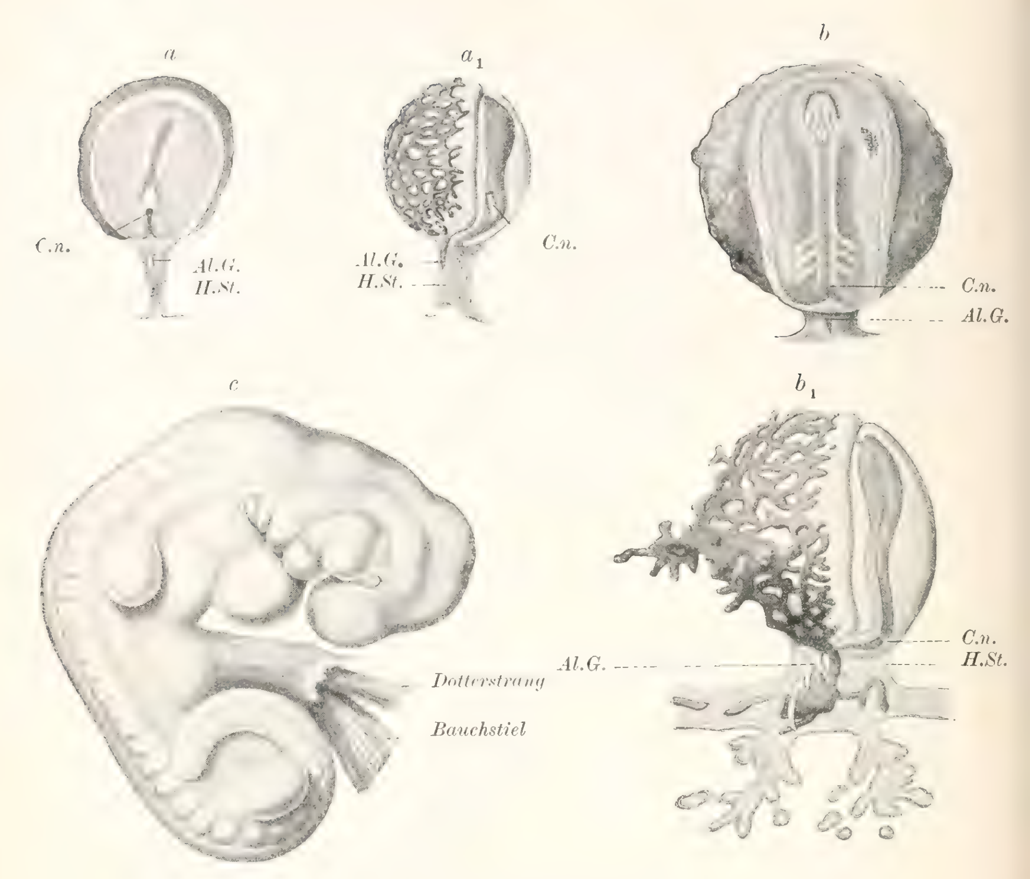
Fig. a—d sind nach Originalzeichnungen von Herrn HUBRECHT, welche dieser mir freundlichst zur Verfügung stellte, kopiert. Vergr. a 20 : 1; b, c und d 10 : 1.

Al. Allantoisgang. *Amn.* Amnionfalte.

nicht bekannt sind[1]), kann ich hier dank der Güte von Herrn HUBRECHT eine Reihe von Tarsiusembryonen abbilden.

Der jüngste der abgebildeten Embryonen Fig. 59 a hat 4 Ursegmentpaare. Die Falte des Schwanzamnions hat sich erhoben (*Amn.*), dagegen ist vom Kopfamnion noch keine Spur zu erkennen, wenn sich auch das Kopfende schon vom Ei abzuheben beginnt und man die sich bildende Kopffalte durch den Kopfbezirk des Embryos durchschimmern sieht. Die noch flache Medullarplatte ist im Gehirnteile deutlich verbreitert, die beiden Medullarwülste umgreifen nach hinten den Primitivstreifen, an dessen Vorderende man den Canalis neurentericus erkennt.

1) Ich sehe dabei ab von den in STRAHL's Arbeit „Der Uterus gravidus von Galago agisymbanus", Abh. der Senckenbergischen naturforsch. Ges., Bd. 26, 1899, gegebenen Abbildungen, bei denen die Embryonen ganz im Hintergrunde bleiben. Der dort in Fig. 2 gegebene Embryo erscheint, soweit man das erkennen kann, recht menschenähnlich.



Erklärung der Figur 60. Affen I.

Fig. a. Dorsalansicht eines Keimes von Hylobates concolor (Embryo A der Selenka'schen Sammlung). Vergr. 20 : 1.

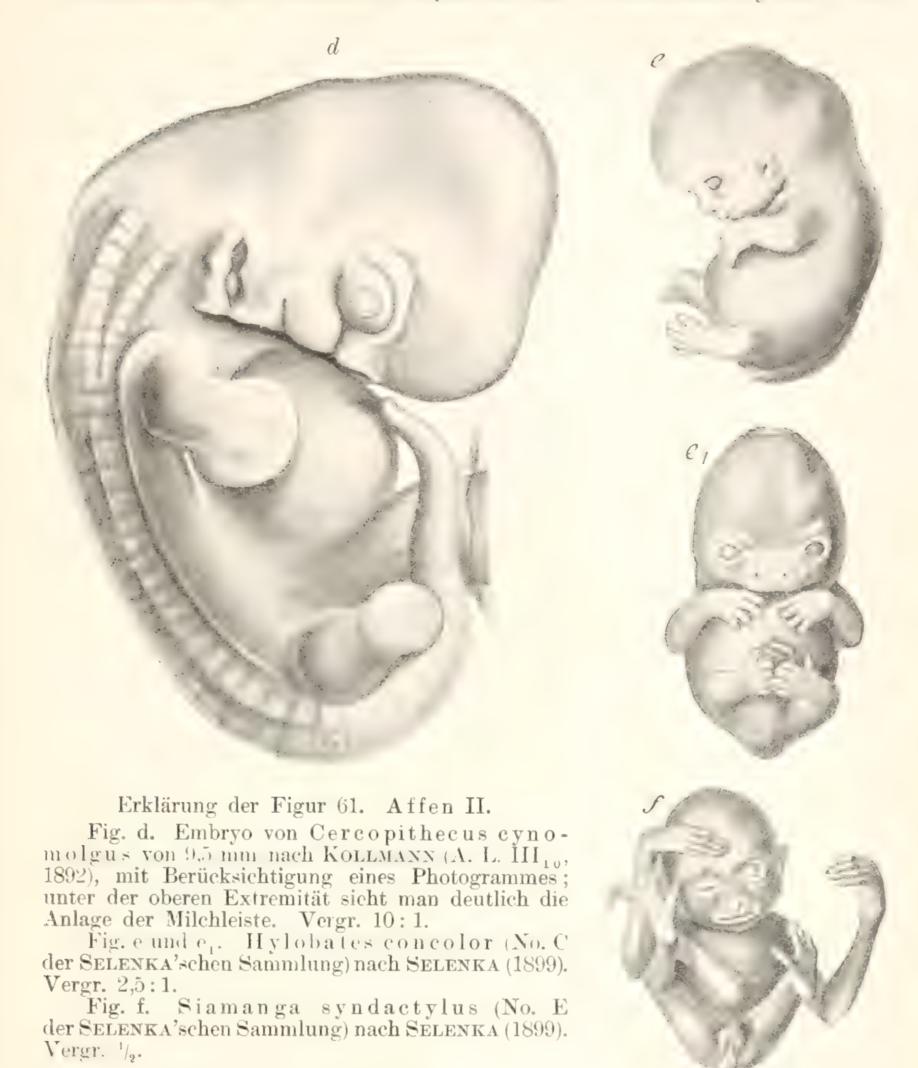
Fig. a_1. Profilansicht des gleichen Embryos. Die Gefäßbahnen des Dottersackes sind mit Hilfe der Schnittserie rekonstruiert und eingetragen. Vergr. 20 : 1. *Al.G.* Allantoisgang. *C.n.* Canalis neurentericus. *H.St.* Haftstiel (Bauchstiel).

Fig. b und b_1. Dorsal- und Profilansicht eines Keimes von Hylobates Rafflesi. Vergr. 20 : 1. Bezeichnungen wie bei a und a_1. *Ch.* Chorion.

Fig. c. Embryo von Cercopithecus cynomolgus (Cm der Selenka'schen Sammlung). Nach einer Zeichnung von Selenka. Vergr. 10 : 1.

In der Gegend hinter dem Primitivstreifen schimmert der Allantoisgang durch.

Der Tarsiusembryo Fig. 59 b ist besonders deswegen auffallend, weil er menschlichen Embryonen des entsprechenden Stadiums so außerordentlich gleicht. Man ziehe die Fig. 8 der Normentafel von His Fig. 62 h zum Vergleiche hinzu; nur ist auch in diesem Stadium schon die Schwanzanlage besonders kräftig ausgebildet. Auch die Figg. 59 c und d sind noch recht menschenähnlich, doch macht, von unbedeutenderen Unterschieden abgesehen, der mächtig und mächtiger hervorsprossende Schwanz die Unterscheidung leicht. Schwieriger bleibt sie gegenüber von Schwanzaffen, wie ein Blick auf den älteren der später abgebildeten Cercopithecusembryonen (Fig. 61 d) beweist.



Erklärung der Figur 61. Affen II.

Fig. d. Embryo von Cercopithecus cynomolgus von 9,5 mm nach KOLLMANN (A. L. III_{10}, 1892), mit Berücksichtigung eines Photogrammes; unter der oberen Extremität sicht man deutlich die Anlage der Milchleiste. Vergr. 10 : 1.

Fig. e und e_1. Hylobates concolor (No. C der SELENKA'schen Sammlung) nach SELENKA (1899). Vergr. 2,5 : 1.

Fig. f. Siamanga syndactylus (No. E der SELENKA'schen Sammlung) nach SELENKA (1899). Vergr. 1/2.

Q. Pitheci. Ueber die Entwickelungsgeschichte der Affen verdanken wir in erster Linie SELENKA (A. L. III_{10}, 1899, 1900), dann aber auch KOLLMANN (A. L. III_{10}, 1892) wichtige Aufschlüsse. Die verschiedenen Gattungen der Affen sind in ihren frühen und mittleren Entwickelungsstadien unter einander und den menschlichen Embryonen, wenn man etwa von der verschiedenen Ausgestaltung des Schwanzes absieht, außerordentlich ähnlich. Ich gebe hier 2 Embryonen mittlerer Stadien von Cercopithecus cynomolgus, den einen nach einer mir gütigst zur Verfügung gestellten Originalzeichnung von SELENKA, den anderen nach KOLLMANN (A. L. III_{10}, 1892) mit Berücksichtigung einer Photographie und einer Reihe von Entwickelungsstufen von Gibbon nach SELENKA. Von Gibbon fehlen leider die mittleren Entwickelungsstadien, und so füge ich die mittleren Stadien von Cercopithecus cynomolgus zwischen die jüngeren und die vorgeschritteneren Stadien.

Fig. 60 a und a_1 zeigen einen Keim des Gibbons mit deutlicher Medullarrinne, aber vor dem Auftreten der Ursegmente. Am vorderen Ende des Primitivstreifens haben wir einen durchgängigen Canalis neurentericus, der schräg nach vorn gerichtet auf die Entodermseite des Keimes führt. In den Haftstiel (Bauchstiel), welcher den Embryo mit dem Chorion verbindet, ragt ein Allantoisgang (*Al. G.*), auf dem Dottersack sind reiche Anlagen von Blutgefäßen. Die dorsale Seite des Embryos ist von einem geschlossenen Amnion bedeckt.

Bei dem in den Figg. 60 b und b_1 abgebildeten Gibbonembryo hat die Entwickelung, abgesehen von der Volumzunahme und davon, daß sich der Keim deutlicher abhebt, durch das Auftreten von 2 Ursegmentpaaren Fortschritte gemacht. Der Primitivstreifen ist rückgebildet und fast rechtwinklig gegen die Medullaranlage abgeknickt. Am vorderen Ende des Primitivstreifens erkennt man den Canalis neurentericus. Im Bauchstiel finden wir neben dem Allantoisgang Gefäße. An einem Embryo von Cercopithecus cynomolgus (Cm der Selenka'schen Sammlung), Fig. 60 c, kann man bereits 37—38 Ursegmentpaare zählen. Der Embryo zeigt Scheitel-, Nacken- und Rückenbeuge, die Schwanzanlage ist sehr kräftig. Die Augen sind klein, offenbar haben wir offene Linsengrübchen vor uns. Das Riechfeld ist ganz wenig eingesunken. Man erkennt vier gut entwickelte Kiemenbogen, an deren erstem ein kräftiger Oberkieferfortsatz sich befindet. Das Amnion lag dem Embryo noch dicht an und umscheidete den Bauchstiel und Dotterstrang eine Strecke weit. Die Extremitäten sind flossenförmig. Der nach Kollmann (1892) dargestellte Cercopithecusembryo Fig. 61 d ist beträchtlich weiter entwickelt; auf seine Aehnlichkeit mit dem Tarsiusembryo Fig. 59 d wurde bereits hingewiesen. Abgesehen vom Schwanze finden wir auch mit den menschlichen Embryonen entsprechender Stadien große Aehnlichkeit. Die Figg. 61 e, e_1 und f stellen wieder Gibbonembryonen dar, e und e_1 Embryonen von Hylobates concolor; f von Siamanga syndactylus. Es dürfte unter Umständen schwer sein, Embryonen, wie sie in Fig. 61 e und e_1 abgebildet sind, von menschlichen zu unterscheiden. Auch bei Fig. 61 f haben Kopf und Körper noch viel Menschliches, während die Extremitäten, die Hände sowohl, als der Greiffuß mit seiner 2. und 3. verwachsenen Zehe sofort von menschlichen Händen und Füßen dieser Stadien zu unterscheiden sind.

11. Der Mensch.

Die menschliche Entwickelungsgeschichte wird stets auf dem Fundamente weiter bauen müssen, welches His (A. L. III_{11}, 1880†, 1882, 1885) durch seine Anatomie menschlicher Embryonen gelegt hat. So beginne ich denn auch hier mit einer Zusammenstellung der Entwickelungsstufen des menschlichen Embryos, wie sie His in seiner Normentafel giebt, dabei habe ich nur die ersten 15 Figuren, wie His in 5-facher, die übrigen in $2^1/_2$-facher Vergrößerung wiedergegeben. Ich habe die einzelnen Embryonen, entsprechend den sonstigen hier gegebenen Zusammenstellungen, mit Buchstaben bezeichnet, aber die His'schen Zahlen in Klammern dazugesetzt.

Außer dieser Uebersicht über die Gesamtentwickelung des Menschen gebe ich dann noch eine Anzahl menschlicher Embryonen aus den wichtigsten Stadien bei stärkerer Vergrößerung. Zunächst die Abbildungen der beiden berühmten Embryonen Gl und v. H. des Grafen

SPEE, sie sind KOLLMANN's Entwickelungsgeschichte (A. L. II, 1898) entnommen, dann einen Embryo mit 14 Ursegmentpaaren nach KOLLMANN, ferner COSTE's Embryo, weiter Abbildungen der HIS'schen Embryonen Sch_1 Fig. 62 d (4), BB, Lr, α, R Fig. 62 h (5), Pr Fig. 62 k (10) und schließlich die Abbildungen von 3 Embryonen von HOCHSTETTER, nach dessen prachtvollen Photogrammen die Abbildungen hergestellt sind. Die Embryonen von COSTE, der Embryo Sch_1, Pr, und der 1. und 3. Embryo von HOCHSTETTER sind dem Uterus entnommen, so daß bei diesen Embryonen jeder Verdacht an etwaige Mißbildungen, der bei Aborten ja immerhin naheliegt, ausgeschlossen erscheint.

Wenden wir uns nun zu der Besprechung der HIS'schen Normentafel, so mag dieselbe durch eine tabellarische Uebersicht der Embryonen eingeleitet werden, welche es jederzeit leicht erlaubt, diese im Originale und in anderen Publikationen zu identifizieren. Ich habe in dieser Tabelle auch das berechnete oder geschätzte Alter der Embryonen eingetragen.

Fig. a (1)	Embryo E (VII)	L. 2,1 mm	HIS, A. L. III_{11}, 1880, p. 145		Alter 12—15 Tage berechnet
„ b (2)	„ SR (VI)	„ 2,2 „	p. 140, Taf. I, Fig. 7, Taf. I*, Fig. 6		desgl.
„ c (3)	„ Lg (LXVIII)	„ 2,15 „	A. L. III_{11}, 1882, p. 88, Taf. IX, Fig. 1, 6, 7		desgl.
„ d (4)	„ Sch (LXVI)	„ 2,2 „	A. L. III_{11}, 1882, p. 89, Taf. IX, Fig. 2	Uterus	desgl.
„ e (5)	„ M (IV)	„ 2,6 „	A. L. III_{11}, 1880†, p. 116, Taf. I, Fig. 5, Taf. I*, Fig. 5		Alter 18—21 Tage berechnet
„ f (6)	„ Lr (LXVII)	„ 4,2 „	A. L. III_{11}, 1882, p. 90, Taf. IX, Fig. 5, 13, 14, 15		desgl.
„ g (7)	„ α (III)	Nl. 4 „	A. L. III_{11}, 1880†, p. 101, Taf. VIII		Alter 23 Tage berechnet
„ h (8)	„ R (LVII)	„ 5,5 „	A. L. III_{11}, 1882, p. 91, Taf. XIII, Fig. 1, 2, 3		Alter 24—25 Tage berechnet
„ i (9)	„ A (II)	„ 7,5 „	A. L. III_{11}, 1880†, p. 14, Taf. I, Fig. 2, 4, Taf. VII, A. 4, Taf. I*, Fig. 2		Alter 27—30 Tage berechnet
„ k (10)	„ Pr	„ 10 „	Taf. I*, Fig. 4, Taf. XIII, Fig. 4	Uterus	desgl.
„ l (11)	Berl. anat. Sammlung	„ 9,1 „		Uterus	desgl.
„ m (12)	RUGE'sche Sammlung	„ 9,1 „	Taf. XIII, Fig. 5		desgl.
„ n (13)	Embryo M (X)	„ 10,5 „	A. L. III_{11}, 1882, p. 94		Alter 31—34 Tage berechnet
„ o (14)	„ Br (XXIX)	„ 11 „	A. L. III_{11}, 1882, p. 94, Taf. XIII, Fig. 6		desgl.
„ p (15)	„ Rg (LXXIV)	„ 11,5 „	A. L. III_{11}, 1882, p. 95		desgl.
„ q (16)	„ S_1 (XXXV)	„ 12,5 „	A. L. III_{11}, 1882, p. 96, Taf. XIII, Fig. 7		desgl.
„ r (17)	„ CII	„ 13,7 „	Taf. XIV, Fig. 7		desgl.

Fig. s (18)	Embryo Sch_2 (XLVI)	L. 13,8 mm	His, A. L. III_{11}, 1882, p. 97, Taf. XIV, Fig. 3	Uterus	Alter etwa 35 Tage geschätzt
„ t (19)	Ruge'sche Sammlung	„ 13,6 „	Taf. XIV, Fig. 4		desgl.
„ u (20)	Embryo Dr (XXXIV)	„ 14,5 „	A. L. III_{11}, 1882, p. 97, Taf. XIV, Fig. 5		etwa 37–38 Tage geschätzt
„ v (21)	„ S_2 (XXXVI)	„ 15,5 „	A. L. III_{11}, 1882, p. 96		etwa 39—40 Tage geschätzt
„ w (22)	„ XCI	„ 16 „			etwa 42—45 Tage geschätzt
„ x (23)	„ Ltz	„ 17,5 „			Alter 47—51 Tage berechnet
„ y (24)	„ Zw	„ 18,5 „			Alter 52–54 Tage geschätzt
„ z (25)	„ Wt (LXXVII)	„ 23 „	A. L. III_{11}, 1882, p. 97	extra-uterin	Alter 2 Monat veranschlagt.

Ich wende mich jetzt zu einer kurzen Besprechung der einzelnen, in der Normentafel abgebildeten Embryonen. Der Embryo Fig. 62 a (1) stammt aus einem Ei, das in frischem Zustande $8^1/_2$ zu $5^1/_2$ mm maß. Das Ei war rings von Zotten umgeben. Die Länge des Embryos mit Einschluß des Haftstiels (Bauchstiels) betrug 2,6 mm, bis zur Erhebungsstelle desselben 2,1 mm. Die Nabelblase war etwas abgeplattet und maß 2,3 zu 1,6 mm. Der Embryo saß ihr in einer Länge von 2 mm auf und war im übrigen von einem Amnion umhüllt, das auch die obere Fläche des Stieles mitumfaßte. Am Embryo selbst, dessen Mikrotomierung leider nicht glückte, konnte man Medullarwülste, eine Medullarrinne und seitlich von den Medullarwülsten am vorderen Körperende je eine Herzanlage erkennen.

Der Embryo Fig. 62 b (2) mißt in seiner größten Länge 2,2 mm. Der größte Durchmesser der etwas kollabierten Nabelblase mißt 1,9 mm, und der Embryo sitzt derselben mit dem größeren Teile seiner Längenausdehnung auf, derart, daß nach oben nur das Kopfende, nach unten das Beckenende, jenes in einer Länge von 0,4, dieses in einer Länge von 0,5 mm, die 1,3 mm lange Nabelspalte überragen. Der Körper des Embryos zeigt in der Mitte des Embryos an der dorsalen Seite eine Einziehung, Kopf und Schwanzende haben sich eben abgehoben. Die Ränder der Medullarplatte sind noch weit offen; eine Anzahl Ursegmente, wieviel, ist nicht genau festzustellen, ist angelegt. Die Herzanlage ist noch paarig. Auf der Oberfläche der Nabelblase sind viele warzige Vorsprünge (Anlagen von Blutgefäßen) kenntlich.

Embryo Fig. 62 c (3) stammt aus einem Ei, dessen Chorion an zwei gegenüberliegenden Seiten zottenfrei war. Die Durchmesser des Chorions betrugen 15 zu $12^1/_2$ mm. Der Dottersack hatte etwa einen Durchmesser von 2 mm.

Der Embryo zeigt einen steil aufgerichteten Kopf und eine tiefe Einziehung des Rückenteiles. Nach den Zeichnungen von His, A. L. III_{11}, 1882, Taf. IX, Fig. 6 und 7, hat der Embryo 29 Urwirbel. Das Medullarrohr ist ganz geschlossen, und die Differenzierung des Gehirnteiles in seine verschiedenen Abschnitte ist eingetreten. Die Scheitelkrümmung des Kopfes ist soweit ausgebildet, daß das Mittelhirn der am höchsten stehende Abschnitt ist, und das Hemisphärenhirn nach vorn sieht. Letzteres füllt neben den Augenblasen den die Mundöffnung überragenden Stirnwulst. Die Mundöffnung ist noch unverhältnismäßig weit und läuft in 5 Rinnen aus, in die beiden Augennasenrinnen, in die beiden Mundwinkel und in

die Medianrinne des Unterkiefers. Auf den die Mundöffnung seitlich begrenzenden Oberkieferfortsatz folgt der schräg herabhängende Unterkieferfortsatz, an welchem jederseits eine schmale Wurzel und ein verdicktes Endstück zu unterscheiden sind; die vordere freie Fläche des Unterkiefers ist kaum angedeutet. Auf dem dreieckigen Branchialfeld erkennt man 3 Kiemenfurchen, dorsal wird das Branchialfeld durch die retrobranchiale Leiste, ventral durch die präbranchiale Leiste (Schulter-Zungenleiste, Froriep) begrenzt, die sich ihrerseits durch eine tiefe Furche von der dünnen Parietalhöhlenwand absetzt. Das Herz ist verhältnismäßig groß und S-förmig, es ist nur zum Teil vom Amnion umschlossen. Die Verbindung des Darmes mit dem Dottersack ist bedeutend enger geworden.

Der Embryo Fig. 62 d (4) ist dem Uterus einer Frau entnommen, welche am Abend vor der Sektion durch Berstung eines Aneurysma Aortae gestorben war. Länge des Embryos mit Bauchstiel 2,2 mm. Dieser Embryo ist der jüngste unter allen denen, die bei einer Sektion am Ort ihrer Bildung vorgefunden worden sind. In allem wesentlichen gleicht derselbe dem eben beschriebenen Embryo Fig. 62 c (3), doch sind nur 2 Kiemenfurchen kenntlich, und die Verbindung mit dem Dottersack ist enger geworden, so daß sich ein Ductus omphalo-entericus herauszubilden beginnt.

Der Embryo Fig. 62 e (5) entstammt einem ganz mit Zotten umgebenen Ei, dessen Durchmesser (am Spirituspräparate) $7^1/_2$ — 8 mm betragen. Das Amnion liegt dem Embryo dicht an und umschließt das Herz noch nicht ganz. Der Körper des Embryos unterscheidet sich von den eben beschriebenen, in Fig. 62 c und d abgebildeten Embryonen dadurch, daß er nach vorn etwas zusammengekrümmt ist; zugleich ist er schwach um seine Achse gedreht, derart, daß sich das Kopfende nach links, das Beckenende nach rechts wendet. Die Rückenwölbung ist sehr gleichmäßig, noch ohne besondere Ausprägung eines Nackenhöckers. Der Vorderkopf ist nach vorn übergebogen, derart, daß sein Scheitelende bereits vom Mittelhirn gebildet wird. Unter dem Vorderkopf befindet sich ein tiefer Einschnitt, der den Eingang zur Mundbucht bezeichnet und der nach rückwärts in die Augennasenrinne ausläuft. Unterhalb der Mundspalte folgt ein breiter Unterkieferfortsatz, derselbe ist durch eine Furche vom 2. Schlundbogen abgetrennt, und auch die hintere Grenze dieses letzteren ist noch wahrzunehmen. Die Außenbesichtigung ergab über den 3. und 4. Bogen keine scharfen Bilder, obwohl die Durchschnitte ein Vorhandensein dieser Bildungen bewiesen. Die Anlage des Herzens tritt als breiter, quergelagerter Wulst aus der vorderen Leibesfläche hervor; ihre rechtsseitige Fortsetzung geht als Aortenbulbus nach oben und erreicht noch den Rand des Unterkieferfortsatzes. Dem Vorhofsteil des Herzens gehört eine Auftreibung an, welche tiefer als der Hinterkopf an der seitlichen Wand bemerkbar ist. Gleich unterhalb des Herzens tritt aus dem eine Längsspalte bildenden Leibesnabel die Nabelblase hervor, welche etwas eingesunken und von birnförmiger Gestalt ist. Das Beckenende des Körpers ist hakenförmig nach vorn umgeschlagen und wegen der Achsendrehung des Embryos von der linken Seite gar nicht zu sehen. — In der unteren Hälfte des Rumpfes erkennt man vier nebeneinander liegende Längsleisten, von denen zwei, die Medullar- und Ursegmentleiste, der Stammzone, die beiden übrigen, die Wolff'sche und die Randleiste, der Parietalzone angehören. Von Extremitätenanlagen ist nichts sichtbar. Schätzungsweiser Ermittelung nach dürften etwa 35 Ursegmentpaare vorhanden gewesen sein.

His giebt für den Embryo folgende Maße an:

Größte Länge, in gerader Richtung gemessen,	2,6	mm
Vom Scheitel bis hinter den Unterkieferfortsatz	0,7	„
Vom Scheitel bis hinter das Herz	1,4	„
Höhe der Nabelblase bei ihrem Austritte aus dem Leibesnabel	0,6	„
Maximale Höhe derselben	1,7	„
Länge derselben	2,6	„
Länge des Hinterleibes, von der Austrittsstelle der Nabelblase ab gemessen,	0,6	„

Der Embryo Fig. 62 f (6) hat ein noch ziemlich aufgerichtetes Kopfende, doch ist die erste Andeutung des Nackenhöckers schon kenntlich. Auf der Dorsalfläche ist eine ganz flache Einziehung, die auf der Normentafelfigur nicht recht zum Ausdruck kommt; besser in der Fig. 5 der Taf. IX von His (A. L. $III_{1\,1}$, 1882), welche ich später als Fig. 71 wiedergebe. Das Herz ist ganz von Amnion überzogen; die Extremitätenanlagen sind vorhanden. Für das Kopfgebiet gilt noch im wesentlichen die für den Embryo Fig. 62 c gegebene Charakterisierung; man erkennt äußerlich deutlich 3 Kiemenfurchen, aber auch die 4. ist schon angelegt.

Der Embryo Fig. 62 g (7) hat den höchsten Grad der Zusammenkrümmung erreicht, der beim Menschen beobachtet ist; seine Rückenlinie beschreibt mehr als einen vollen Kreis. Die Länge von der Stirne bis zum Steißende beträgt, im Bogen gemessen, 13,7 mm, der gestreckte Durchmesser vom Nackenhöcker bis zum 12. Rückensegmente (Nl) 4 mm. Das Steißende reicht bis in die Höhe des Herzventrikels, dessen linker Seite es anliegt. In der Bogenlinie, welche den Embryo vom Stirn- bis zum Steißende umschreibt, sind 4 Stellen stärkerer Ausbiegung vorhanden: 1) der Ort des Mittelhirnes, 2) der Nackenhöcker, 3) die Grenze vom Hals- und Rückengebiete und 4) diejenige vom Bauch- und Beckengebiete. Die Symmetriefläche des Embryos ist windschief und so gedreht, daß der Kopf nach rechts, das Beckenende nach links sieht. His berechnet für den Embryo 35 Segmente.

Beide Extremitäten sind angelegt, die obere erscheint in der Höhe der 3 unteren Hals- und des obersten Brustsegmentes, als niedriger Auswuchs der Wolff'schen Leiste. Ihre Basis ist im Vergleiche zur Höhe sehr breit und von vorn her mündet eine schräge Leiste in sie ein. Die der Brustwand zugekehrte Fläche der Extremität ist konkav, die Außenfläche konvex. Die untere Extremität ist gedrungener an Gestalt als die obere, sie tritt im einspringenden Winkel der untersten Rumpfbeuge aus der Wolff'schen Leiste hervor, ihre konkave Fläche nach oben, ihre konvexe nach unten kehrend.

Am Kopfe sind Hemisphärenhirn, Zwischenhirn, Mittel-, Hinter- und Nachhirn in ihren Formen deutlich erkennbar, auch die Grenzen der Rautengrube sind scharf ausgesprochen. Bei der Ansicht vom Rücken fällt an der Seitenwand der letzteren eine regelmäßige und beiderseits symmetrische Querfaltung auf. Die Augenblasen bilden jederseits eine kreisförmig umgrenzte Vortreibung von 0,35 mm Durchmesser. Sehr deutlich zeichnet sich die Gehörblase als ein im Niveau der zweiten Schlundspalte liegendes Oval ab.

Außer dem massig angelegten Ober- und Unterkieferfortsatze zeigt die Seitenwand des Kopfes jederseits 3 Schlundbogen, von denen auch der 4. frei zu Tage liegt. Der Abstand vom oberen Rande des Oberkieferfortsatzes bis zur 4. Schlundspalte beträgt 1,4 mm; eine durch das

vordere Ende sämtlicher 4 Bogen gezogene Linie verläuft ziemlich gestreckt und schneidet das Vorderhirn weit vor der Augenblase. Der vordere Rand dieser letzteren liegt um 0,55 mm von dem vorderen Hirnrande entfernt und es macht sich somit auch hier die für alle Entwickelungsstufen menschlicher Embryonen charakteristische Bevorzugung der Vorderhirnanlage geltend. Dicht hinter den Enden der Schlundbogen liegt das Herz, an dem in beiden Seitenansichten die 3 Abteilungen unterscheidbar sind, mit dem Unterschiede allerdings, daß auf der linken Seite der Vorhofwulst, auf der rechten der Wulst des Aortenbulbus prägnanter hervortritt. Noch scheidet keine durchgreifende Spalte den letzteren von der Gesichtsfläche des Kopfes. Das hinter dem Herzen liegende Innenfeld des Leibes zeigt auf der rechten Seite eine deutliche Urnierenleiste und den Umschlagsrand in das Amnion, links läßt dasselbe keine charakteristischen Niveaugliederungen erkennen.

Der Embryo Fig. 62 h (8) unterscheidet sich von dem eben besprochenen Embryo Fig. 62 g, abgesehen von den etwas größeren Dimensionen dadurch, daß die Zusammenkrümmung über die ventrale Seite wesentlich geringer ist. Infolge der allgemeinen Streckung tritt aber der Rückenhöcker stärker hervor. Außer Herz und Leber erkennt man auch einen Wulst, der durch die Urnierenanlage bedingt ist. Die Zahl der Ursegmente dürfte etwa 35 sein. Am Kopfe fällt das ganz flache Riechfeld und das Linsengrübchen auf.

Der in Fig. 62 i (9) abgebildete Embryo zeigt eine viel stärkere Nackenkrümmung als der Embryo Fig. 62 h, und demzufolge ist der Kopf viel mehr auf das Herz herabgebeugt; die deutlich ausgesprochene Riechgrube berührt das Herz. Die Spitze der vorderen Extremität hat sich bereits gesenkt und die Wurzel der Extremität ist entsprechend eingeknickt. Am Rumpfe erkennt man 3 wulstige Vorsprünge, von denen die beiden mehr cranial und ventral gelegenen durch den Ventrikelteil und den Vorhof des Herzens gebildet sind, der weiter caudal und dorsal gelegene durch die Leber. Der Embryo zeigt einen deutlichen äußeren Schwanz. Der Kopf wird in seiner äußeren Konfiguration wesentlich durch die Gliederuug des Gehirnes bestimmt, dessen Formen durch die dünne Decke hindurch deutlich hervortreten. Am Grunde des Hemisphärenhirnes zeigt sich die Riechgrube, in geringer Entfernung davon das Auge mit der Linsengrube. Charakteristisch tritt wieder die starke Entwickelung des Vorderhirnes und die geringe Größe des Auges hervor, der äußerlich hervortretende Vorsprung des Auges mißt nicht mehr als 0.3 mm. Eine hinter dem Auge hervortretende Ausbuchtung bezeichnet den Ort des Trigeminusganglions, dasselbe liegt im Winkel zwischen Mittel- und Hinterhirn. In der Höhe des 2. Schlundbogens bildet die Gehörblase nebst dem vor ihr liegenden Ganglion acusticum eine leichte Anschwellung. An Unterkieferbogen und Hyoïdbogen erkennt man bereits die verschiedenen Ohrhöckerchen. Die 3. und 4. Kiemenfurche liegen im Grunde der dreieckigen Grube, welche zum Sinus cervicalis (resp. praecervicalis) wird.

Der Embryo Fig. 62 k (10) ist verhältnismäßig groß und die Riechgrube schon stärker vertieft, Ober- und Unterkieferfortsatz, sowie der Hyoïdbogen treten deutlich hervor, sonst ähnelt er dem vorigen Embryo. Er ist dem Uterus entnommen.

Embryo Fig. 62 l (11) ist ebenfalls dem Uterus entnommen. Er zeichnet sich durch einen starken Nackenhöcker und einen deutlichen

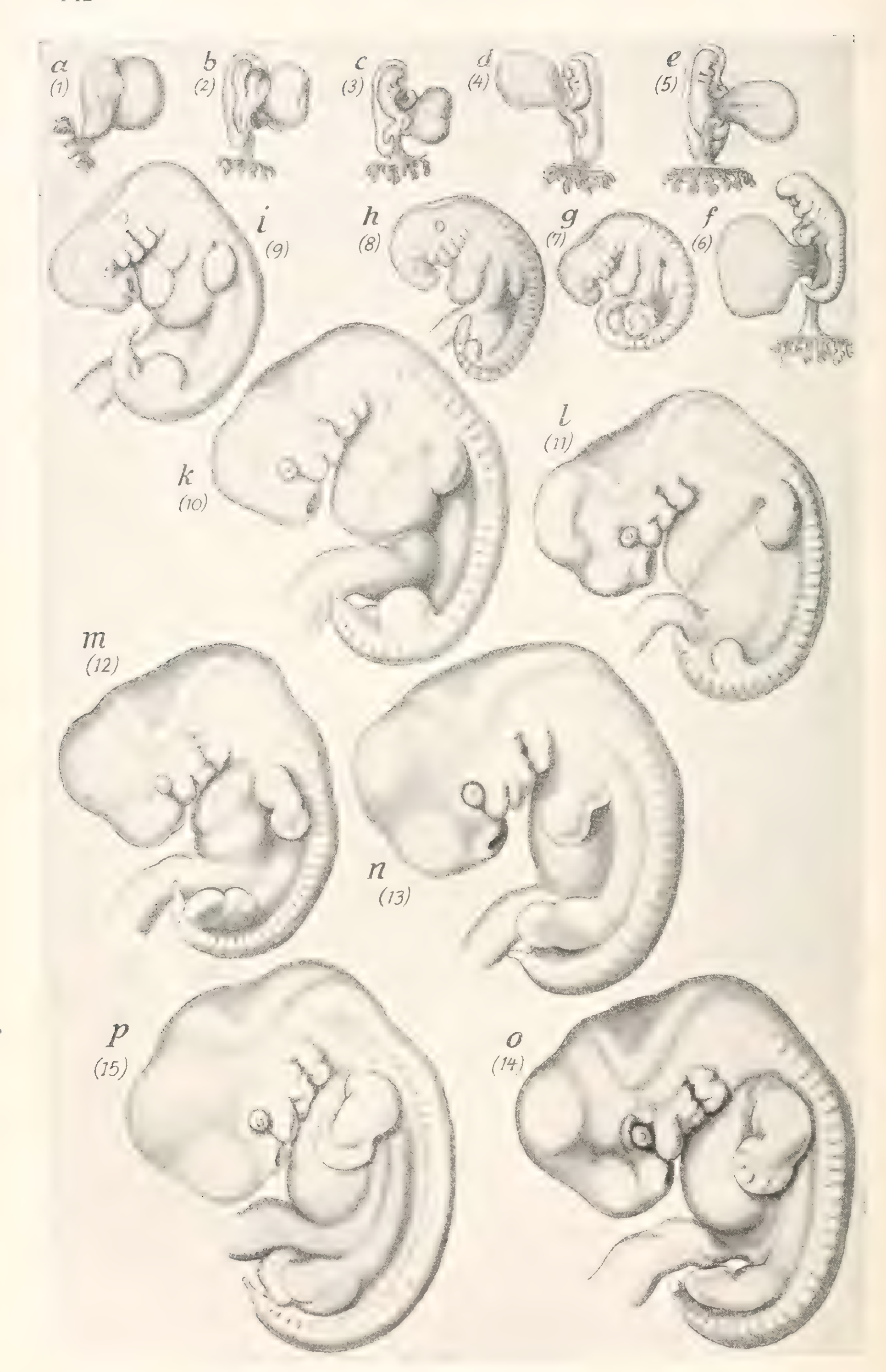
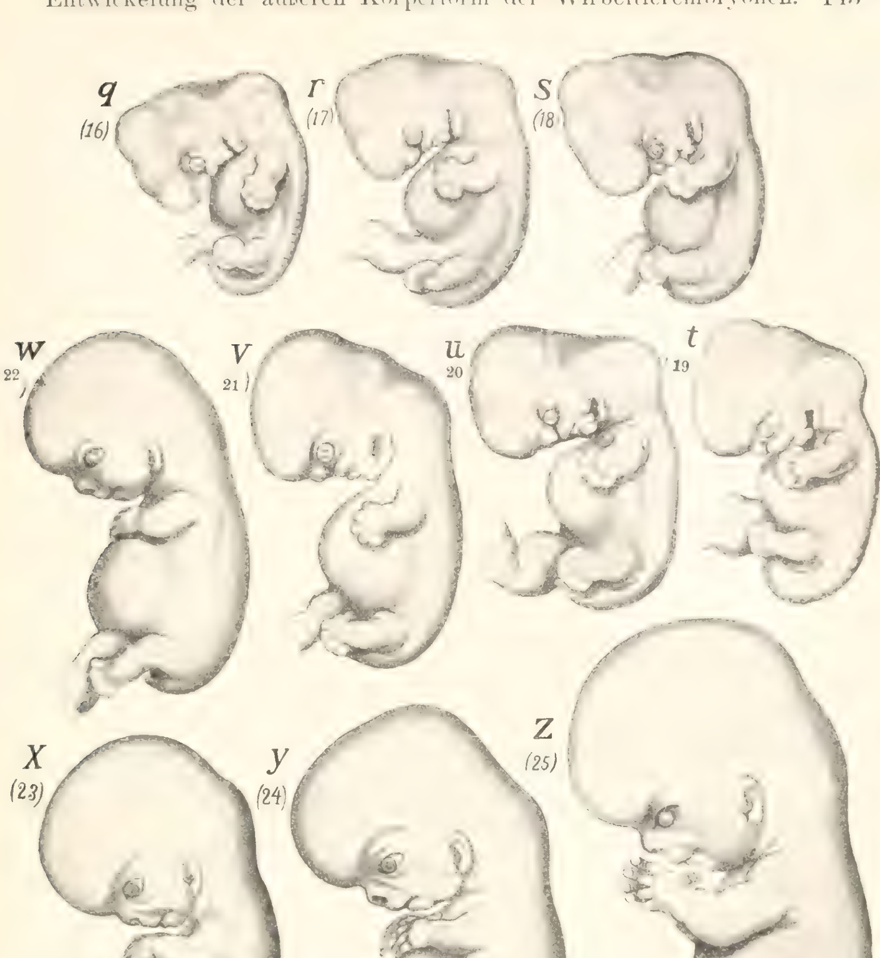


Fig. 62. Mensch I.



Figur 63. Mensch II.

Erklärung der Figuren 62 und 63. Mensch I und II nach His (A. L. III_{11}, 1882.)
Die Zusammenstellung I, Fig. 62 a—p giebt die ersten 15 Embryonen der His'schen Normentafel in der Vergrößerung 5 : 1; die Zusammenstellung II, Fig. 63 q—z die Embryonen 16—25 der His'schen Normentafel in der Vergrößerung 2,5 : 1. Die His'schen Zahlenbezeichnungen zind in Klammern beigefügt.

Rückenhöcker aus. Die Nasengrube hat sich wieder beträchtlich vertieft und das Nasengebiet hebt sich auch äußerlich ab. Die Ellenbogenanlage tritt stärker hervor.

Der Embryo Fig. 62 m (12) zeigt einen verhältnismäßig schon gerundeten Kopf; unter dem kräftigen Nackenhöcker hat sich eine kleine

Nackengrube gebildet. Die obere Extremität sieht mit ihrer Spitze nach abwärts und etwas dorsal, und es erscheint mir zweifelhaft, ob diese Haltung eine ganz natürliche ist. Die Handplatte ist schon angelegt und zeigt wohl auch schon Andeutungen ihrer Aufteilung in die Fingerstrahlen.

An der hinteren Extremität ist die Fußplatte gebildet. Am Rumpfe beginnt das Herz der Leber gegenüber zurückzutreten.

Der Embryo Fig. 62 n (13) ist beträchtlich größer als der vorige Fig. 62 m (12); sein Kopf ist gerundeter, der Unterkieferfortsatz teilt sich in einen Lippen- und einen Kieferrand-Kinnteil. Der ganze Rumpf ist schlanker und das Herz tritt äußerlich nicht mehr deutlich hervor; dagegen ist keine Nackengrube zu erkennen und auch keine Gliederung an der Handplatte.

Der Embryo Fig. 62 o (14) hat eine deutliche, gegliederte Handplatte; hinter und über dem Auge sind 2 Höckerchen (die Anlagen der Augenmuskeln) auffallend.

Der Embryo Fig. 62 p (15) zeigt hinter dem deutlich ausgeprägten Nackenhöcker eine Nackengrube. Die Handplatte ist nicht nur gegliedert, sondern die Daumenanlage zeichnet sich bereits durch ihre besondere Stellung aus. Die Fußplatte sieht jetzt mit der Sohlenfläche direkt medianwärts.

Bei dem Embryo Fig. 63 q (16) sind die Kopfdimensionen beträchtlich größer, doch ist der Kopf noch sehr stark vornübergebeugt, der Contour des Rückens ist gestreckter. Die schon bei Fig. 62 o (14) erwähnten Höckerchen in der Umgebung des Auges treten deutlich hervor.

In der Fig. 63 r (17) beginnt der Kopf sich von der Brust abzuheben, der Conjunctivalteil des Auges macht Anstalten, sich abzugrenzen. Unter dem Nackenhöcker sehen wir eine deutliche Nackengrube, die Streckung des Rumpfteiles hat zugenommen.

Fig. 63 s (18) läßt an der Endplatte der hinteren Extremität die Anlagen der Zehen erkennen. Das äußere Ohr beginnt sich zu bilden.

Fig. 63 t (19) hat einen sehr starken Nackenhöcker, der infolge des gleichzeitigen Auftretens einer tiefen Nackengrube besonders auffällt. Das Gesicht bekommt immer mehr Form. Bei dem Embryo Fig. 63 u (20) hebt sich der Kopf weiter ab und der Hals beginnt sich zu bilden.

Der Embryo Fig. 63 v (21) ist nach den Angaben von His (A. L. III_{11}, 1882, p. 96) mit partieller Ectopia cordis behaftet, an unserem Profilbilde ist davon nichts zu erkennen. Wir heben für ihn die weiter vorschreitende Aufrichtung des Kopfes und die fortschreitende Bildung des Halses hervor.

Fig. 63 w (22) zeigt im Profile schon deutlich Näschen, Oberlippe, Unterlippe und Kinn. Die Conjunctivalfalten sind angelegt. Ueber den Augen tritt ein deutlicher Supraorbitalwulst hervor. Die oberen Extremitäten, an denen die Finger deutlich geworden sind, haben beträchtlich an Länge zugenommen. Man kann an ihnen Hand, Unter- und Oberarm deutlich unterscheiden. Die Schulter hat sich gebildet, auch die charakteristische Haltung der Arme ist bemerkenswert. Auch an den unteren Extremitäten kann man Fuß, Unter- und Oberschenkel unterscheiden. Die Zehenanlagen sind noch nicht von einander getrennt, aber die Anlage der großen Zehe tritt bereits in besonderer Weise hervor. Nackenhöcker und Nackengrübchen sind sehr zurückgegangen. Der Embryo hat noch einen kleinen äußeren Schwanz.

In Fig. 63 x (23) beginnen sich die Zehen voneinander zu trennen, die große Zehe hat eine eigentümliche Stellung, welche an die Stellung des Daumens in entsprechenden Entwickelungsstadien der Hand erinnert.

In Fig. 63 y (24) haben sich die Zehen getrennt und der Fuß hat mehr Form gewonnen. Die Beine haben eine Drehung durchgemacht, so daß das Knie mehr nach oben, die Fußsohlen mehr nach abwärts schauen. Der Embryo hat noch einen Schwanzfaden.

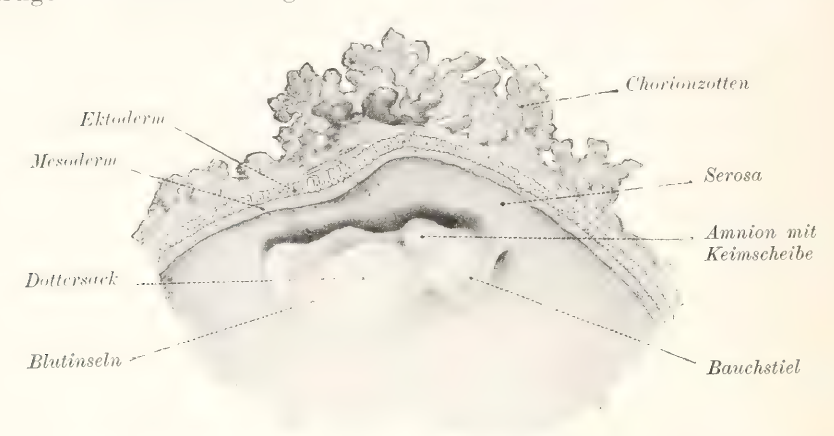
Fig. 63 z (25) endlich zeigt nur noch einen schwachen Nackenhöcker und eine ganz seichte Nackengrube. Der Embryo hat jetzt ein durchaus menschliches Aussehen, vom Schwanze ist nur noch der Steißhöcker übrig geblieben. Die menschliche Frucht ist jetzt aus dem Embryonalstadium im engeren Sinne in das Fötalstadium getreten. Die weitere Ausbildung des Fötus soll hier nicht verfolgt werden. Ich verweise dafür auf Minot's Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen (A. L. II, 1892 resp. 1894) und auf die Lehrbücher und Handbücher der Geburtshilfe, z. B. Olshausen und Veit, Lehrbuch der Geburtshilfe, Bonn 1899. Zur Ergänzung der soeben im engen Anschlusse an His gegebenen Uebersicht sollen nun noch einige andere Embryonen ganz kurz besprochen und durch Abbildungen erläutert werden.

Ich beginne mit dem jüngsten bekannten menschlichen Embryo. Derselbe ist vom Grafen Spee beschrieben worden (A. L. III_{11}, 1896). Die Durchmesser des Eies von Herff taxiert Spee auf 6 und $4\frac{1}{2}$ mm.

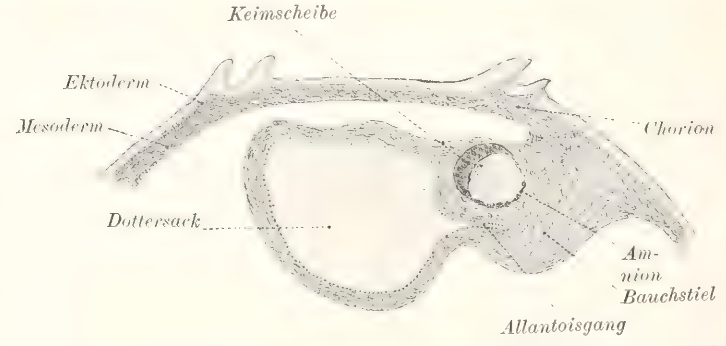
Die Embryonalanlage besaß die Gestalt eines länglichen, dicken, nur mit dem einen Ende an der Innenseite des Chorions haftenden, im übrigen aber ganz frei in das Innere der Eihöhle (d. h. die periembryonale Mesodermspalte, Exocölom Selenka's) hineinragenden Zapfens. Sein längster Durchmesser beträgt 1,84 mm und trifft die Chorioninnenfläche sehr spitzwinklig, etwa wie eine Secante einen Kreisbogen, so daß die eine Seite des Zapfens (und zwar ist dies die craniale) der Chorioninnenfläche sehr dicht gegenüberlag. Eine oberflächliche Querfurche grenzt an dieser Embryonalanlage zwei elliptische Abteilungen gegeneinander ab. Die größere von beiden bildet den freien Pol des Zapfens, sie ist der relativ sehr große Dottersack, die kleinere enthält die von Ektoblast ausgekleidete Amnionhöhle, im übrigen ist sie ein kompakter, aus Mesodermgewebe bestehender Strang, welcher von der Mesodermbekleidung der Dottersackwand aus, fast $^3/_4$ des Amnions, das wie in ihn hineinversenkt erscheint, umgreifend, ins Chorion übergeht. Es ist der Haftstiel der Embryonalanlage und ihre einzige Verbindung mit dem Chorion; in diesen Haftstrang, den Bauchstiel, ragt ein Allantoisgang hinein. Der dem Dottersack anliegende Teil der ektoblastischen Auskleidung der Amnionhöhle besteht aus cylindrischen, eine dicke Platte bildenden Zellen, es ist der Ektoblast der Keimscheibe. Die Ebene der Keimscheibenregion des Embryonalzapfens steht etwa senkrecht, d. h. radiär zur Chorioninnenfläche und ist mit dem Kopfende dieser zugekehrt. Die Keimscheibe bildet einen ovalen Umriß und eine mediane Furche zwischen etwas ungleich in transversaler Richtung dorsal konvexen Seitenteilen. Zugleich schmiegt sich die Dorsalfläche der Keimscheibe der Gestalt der Amnionhöhle an und ist demnach im ganzen konkav.

Die Fig. 64 giebt die Ansicht des ganzen Keimes und seiner Verbindung mit dem Chorion, Fig. 65 einen Durchschnitt desselben in der Medianebene. Ein wirklich gutes Bild der Keimscheibenoberflächen existiert nicht, doch ist aus den Schnitten nicht zweifelhaft, daß die oben beschriebene Furche die Primitivrinne ist und daß es sich um eine ovale Keim-

scheibe im Primitivstreifenstadium handelt. Spee sagt: „Die gesamte vorhandene Anlage der Keimscheibe ist offenbar nur ein Stück der fertigen Primitivstreifenregion.“



Figur 64. Menschliches Ei mit ovaler Keimscheibe und seine Befestigung an der Innenfläche des Chorion. Länge 0,4 mm. Vergr. 24 : 1. Nach Graf Spee. Aus Kollmann's Entwickelungsgeschichte.



Figur 65. Menschliches Ei der Fig. 64 im Durchschnitt, nach Graf Spee. Vergr. 24 : 1. Aus Kollmann's Entwickelungsgeschichte.

Die direkt am Embryonalzapfen gewonnenen Maße ergeben: Längster Durchmesser 1,84 mm; Durchmesser der Einschnürungsstelle 0,475 mm. Ungefähr senkrecht zu deren Ebene ist die größte Länge des Dottersackes 1,054 mm, des Amnions samt Haftstrang 0,76 mm. Größte Breite der beiden letzteren zusammen 0,76 mm. Größte Breite des Dottersackes 1,083 mm; ebenso die Dicke.

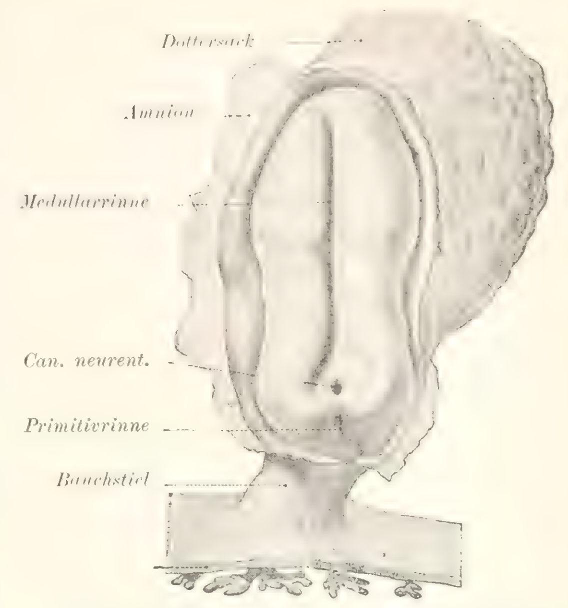
Am Modell genommene Ergänzungsmaße ergaben: Länge der Keimscheibe 0,37 mm, Breite derselben (d. h. der Ektoblastplatte der Keimscheibe) 0,23 mm. Höhe der Amnionhöhle bis 0,34 mm, Dicke des Haftstranges mit Amnion 0,62 mm, Länge des Allantoisganges 0,35 mm.

Die Figg. 66 und 67 (aus Kollmann) zeigen dann den berühmten Spee'schen Embryo Gl. Die erstere Figur zeigt den Embryo von oben, die zweite einen medianen Durchschnitt.

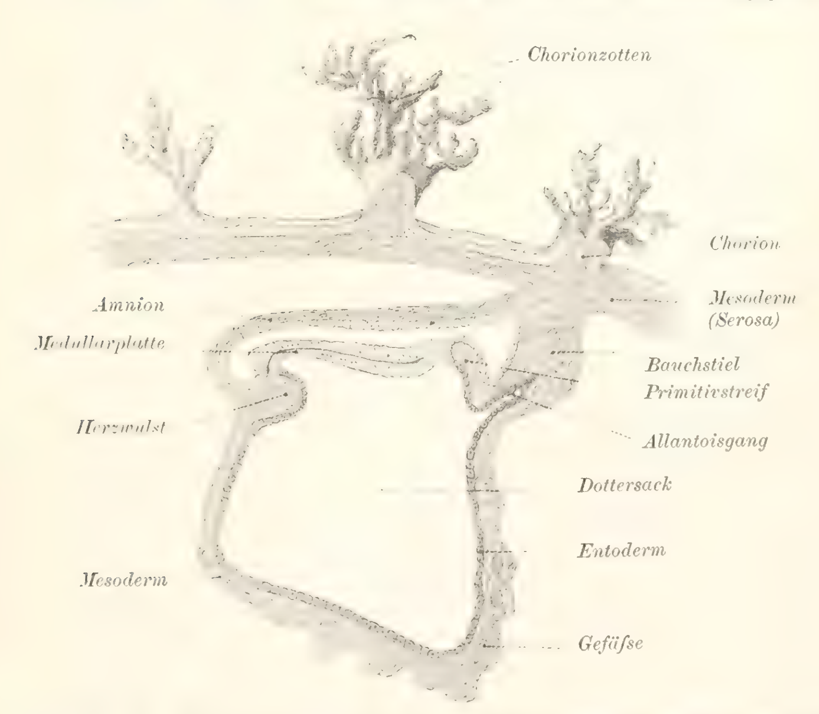
Der Umriß des eigentlichen Embryos war etwas eingeschnürt birnförmig, innerhalb desselben war der Umriß der Medullarplatten scharf

bisquitförmig abgesetzt. Das caudale Ende des Keimes ist fast rechtwinklig, ventralwärts umgebogen und deswegen von oben nur in starker Verkürzung sichtbar. Etwas cranial vor dieser umgebogenen Partie erhebt sich ein etwa ringförmiger Wulst, der seiner Länge nach dem HENSEN'schen Knoten entspricht, wie ein niedriger Wall um ein dreieckig-rundliches weites Loch, den Canalis neurentericus, hinter diesem ringförmigen Wulst verläuft auf dem Primitivstreifen die Primitivrinne, von vorn wird er durch die Medullarwülste umgriffen.

Das Ei war oval, seine Durchmesser betrugen

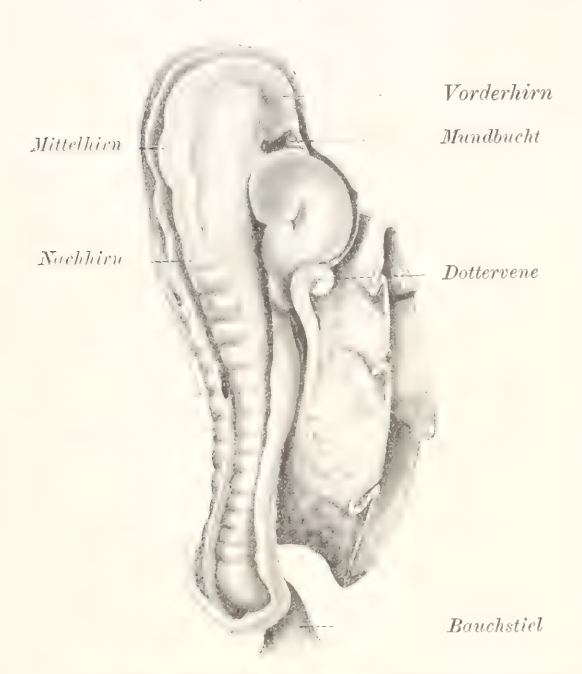


Figur 66. Menschl. Embryo mit schuhsohlenartiger Keimhaut, mit Medullarfurche und Medullarwülsten, ohne Urwirbel. Das Amnion geöffnet. Länge 2 mm. Dorsalansicht. Nach Graf SPEE. Vergr. 30: 1. (Rekonstruktion.) Aus KOLLMANN's Entwickelungsgesch.



Figur 67. Medianschnitt durch das menschliche Ei von Fig. 66. Nach Graf SPEE. Aus KOLLMANN's Entwickelungsgeschichte.

einschließlich der Zotten 8,5 : 10 : 6,5 mm. Die längste gerade Dimension des Embryonalgebildes vom vorderen Amnionumschlag bis zum Ansatze ans Chorion betrug vor der Alkoholbehandlung 2 mm, die der Keimscheibe vom vorderen Amnionumschlag bis zum Ende der Primitivrinne 1,54 mm. In dieser Länge lag die Keimscheibe dem Dottersack wie ein Deckel auf. Die durchschnittliche Breite der Keimscheibe (d. i. die gerade Distanz der lateralen Umschlaglinien der Keimblätter in Amnion und Dottersack) betrug vorn 0,704—0.741 mm, an den mittleren und hinteren Partien 0,665 mm, neben dem Canalis neurentericus und dem Primitivstreif 0,589 mm, in der Region des Bauchstieles etwa 0,4 mm. Die Medullarplatte (von ihrer Wölbung abgesehen) zeigte vorn die größte Breite von 0,517 bis 0,57 mm, die schmalste Stelle in der Mitte der Keimscheibe war 0,494 bis 0,38 mm breit. Die Höhe des Bauchstieles samt Amnion betrug 0,722 mm, die Breite der nicht zum Amnion gehörigen Ektoblastplatte 0,361 mm, die der Mesodermmasse darunter 0,209 mm. Der Canalis neurentericus hatte ein durchgehendes Lumen von 0,024 mm Weite, der auf dem Flächenbild erscheinende, ihn ringförmig umgebende Wulst hatte eine Breite von 0,13 mm.

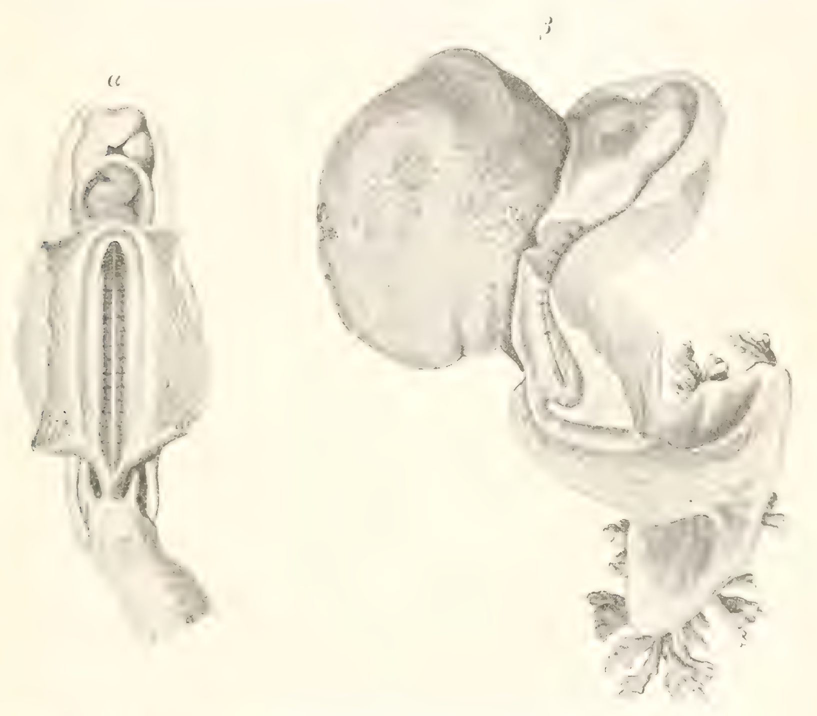


Figur 68. Menschlicher Embryo nach Kollmann (A. L. III_{11}, 1889). Vergr. 30 : 1.

Fig. 68 zeigt einen bedeutend weiter entwickelten Embryo nach Kollmann (A. L. III_{11}, 1889). Der Embryo hat sich mit seinem cranialen und caudalen Ende vom Dottersack abgehoben. Die Hirnanlage tritt deutlich hervor und erscheint in Vorder-, Mittel-, Hinter- und Nachhirn gegliedert. Das Medullarrohr war vorn noch offen, hinten geschlossen. Man kann an dem Embryo 14 Urwirbel zählen. Die Rückengegend ist konkav. Ventral vom Vorderkopf fand sich eine muldenförmige Mundbucht. Das Herz bildete einen stark gewundenen Schlauch.

An diesen Embryo schließt sich dann der berühmte Coste'sche Embryo (A. L. II, 1847—1859). Auch beim Coste'schen Embryo scheint der Gehirnteil der Medullarrinne noch nicht ganz geschlossen zu sein. Der Embryo ist über die dorsale Fläche gekrümmt; das Herz ist S-förmig, außer dem Kieferbogen dürfte auch der Hyoïd- und der 1. eigentliche Kiemenbogen angelegt sein. Auffallend ist es, daß schon die ganze Herzregion vom Amnion umschlossen ist. Die Zahl der Ursegmentanlagen ist nicht genau zu bestimmen, sie dürfte zwischen 15 und 20

betragen haben. In der Fig. 69 β sehen wir den Embryo von der linken Seite. Das Amnion, das wir sich rechts auf den Bauchstiel (Haftstiel) fortsetzen sehen, ist eröffnet. Am Haftstiel ist noch ein Stück Chorion mit Zotten befestigt. Der Kopf ist etwas nach rechts gewendet, so daß man ihn nicht genau im Profil zu sehen bekommt. Unter dem Kopfgebiet erkennt man das Herz im durchsichtigen Herzbeutel. Am caudalen Ende des Embryos tritt deutlich eine Schwanzknospe hervor. Fig. 69 zeigt den gleichen Embryo von der ventralen Seite. Oben ist der vom Amnion umgebene Kopf, unten der Bauchstiel. Wir sehen in die Darmrinne des Embryos hinein, die breit mit dem Dottersack in Verbindung steht. Es macht, wie oben schon hervorgehoben, den Eindruck, als wenn das Gehirnrohr im Kopfgebiet noch nicht geschlossen ist. Die Mundbucht ist angelegt, und unter ihr tritt das Herz im Herzbeutel deutlich hervor.



Figur 69 α und β. Menschlicher Embryo nach Coste (A. L. II, 1847—59). Vergr. 10:1.

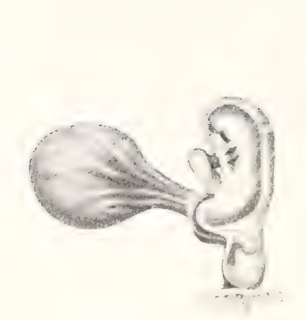
Der Embryo der Fig. 70 Sch_1 ist bei 5-facher Vergrößerung schon auf der Fig. 62 d (4) gegeben und genauer beschrieben worden. Ihm sehr ähnlich ist der Embryo BB von His' Fig. 71, er zeigt vor allem die gleiche starke dorsale Einknickung. Das Ei hatte 14:11 mm gemessen; an einer Stelle von 4 mm Durchmesser fehlen die Zotten; diese Stelle lag in der Nähe der Insertion des Bauchstieles.

Die Embryonen Fig. 72, 73, 74, 75, Lr, α, R und Pr von His, welche nun folgen, sind bereits in Fig. 62 f (6), g (7), h (8) und k (10) abgebildet und auch ausführlicher beschrieben worden.

Der in Fig. 76 dargestellte Embryo I von Hochstetter stammt aus einem Uterus, der wegen Carcinomes der Portio exstirpiert wurde;



Figur 70. Menschlicher Embryo Sch₁ von His Fig. 42 d (4), Vergr. 10:1.



Figur 71. Menschlicher Embryo BB nach His. Vergr. 10:1.



Figur 72. Menschlicher Embryo Lr nach His Fig. 62 f (6). Vergr. 10:1.

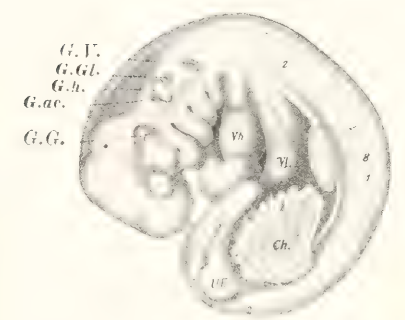


Fig. 73. Menschlicher Embryo α nach His von etwa 23 Tagen. Vergr. 10:1.

Ch. Chorion. *G.ac.* Ganglion acusticum. *G.G.* Ganglion Gasseri. *G.Gl.* Gangl. glossopharyngeum. *Gh.* Gehörblase. *G.V.* Vagusganglion. *U.E.* Anlage der unteren Extremität. *Vh.* Vorhof. *Vl.* Vorleber.



Figur 74. Menschlicher Embryo R nach His. Vergr. 10:1.

er kam lebend in Hochstetter's Hände. Sein Alter beträgt etwa 27—28 Tage. Er fügt sich zwischen die Embryonen Fig. 62 k und l (10 und 11 der His'schen Normentafel) gut ein. Seine Maße sind: größte Länge (= Nl.) 7 mm, Kopflänge 5,28 mm. Man erkennt an dem Embryo sehr schön die Gliederung der Membrana reuniens superior, wir sehen je 2 Segmente einem ursprünglichen Ursegment entsprechend über dem Medullarrohre liegen. (O. Schultze, Ueber embryonale und bleibende Segmentierung, Verh. Anat. Ges. 1896.)

Fig. 77 giebt den Embryo II Hochstetter; derselbe entspricht ziemlich genau dem Embryo Fig. 62 o (14 der His'schen Normentafel), er wurde durch Abort ausgestoßen. Sein Alter dürfte 31—32 Tage betragen, er hat 11 mm größte Länge und 9 mm Kopflänge.

Der Embryo III Hochstetter, welchen Fig. 78 wiedergiebt, stammt aus einem wegen Myomen exstirpierten Uterus. Er entspricht ziemlich



Figur 75. Menschlicher Embryo Pr nach His. Vergr. 10:1.

genau dem Embryo Fig. 63 t (19 der His'schen Normentafel). Seine größte Länge betrug 15 mm, seine Kopflänge 10 mm: unter dem kräftigen Nackenhöcker erkennen wir eine tiefe Nackengrube.

Nachdem wir soeben die Formausgestaltung einer größeren Zahl menschlicher Embryonen betrachtet haben, ist es wohl angezeigt, hier die viel diskutierte Frage, ob der menschliche Embryo einen Schwanz hat, kurz zu erörtern. Jetzt, da durch die Untersuchungen von Keibel (A. L. III_{11}, 1891*, 1891† und 1896) nachgewiesen ist, daß dem menschlichen Embryo sogar ein wohl ausgebildeter Schwanzdarm zukommt, kann, meiner Meinung nach, keinerlei Bedenken mehr bestehen, ihm einen typischen Schwanz zuzusprechen. Der menschliche Embryo hat einen Schwanz, und zwar, wie die Figuren zeigen, einen äußeren, wohl sichtbaren Schwanz, eine Cauda aperta, auf die sogar Waldeyer's (1896), meiner Meinung nach, zu enge Definition von Schwanz paßt, daß er nämlich ringsum von Integument bekleidet sein soll (vergl. Rodenacker 1898). Daß der menschliche Schwanz



Figur 76. Menschlicher Embryo nach einem Photogramm nach Hochstetter.



Figur 77. Menschlicher Embryo von 31—32 Tagen (11 mm gr. L.) nach einem Photogramm von Hochstetter. Vergr. 5 : 1.



Figur 78. Menschlicher Embryo nach einem Photogramm von Hochstetter.

ein in Rückbildung begriffenes Gebilde ist, das spricht sich außer in vielem anderen darin aus, daß die Zahl der caudalen Segmente beim Embryo größer ist als beim Erwachsenen.

Aus den Rekonstruktionen, welche P. Mall (1897) in einer Arbeit über die Entwickelung des Cöloms veröffentlicht hat, sehen wir, daß ein Embryo von 17 mm Steiß-Scheitellänge, 14 mm Nackenlinie, 8 Schwanzwirbelanlagen hat; dieser Embryo hatte außerdem 4 caudale Spinalganglien; ein anderer Embryo von 24 mm Scheitel-Steißlänge hatte neben 7 Schwanzwirbelanlagen 5 Ganglien und ein weiterer von der gleichen Entwickelungsstufe (24 mm Sch.-St.L.) 7 Schwauzwirbelanlagen und 4 Spinalganglien. Sonst vergleiche man für diese Frage noch Fol (A. L. III_{11}, 1884, 1885), Phisalix (A. L. III_{11}, 1888) und Keibel (A. L. III_{11}, 1891*). Für den embryonalen Schwanz des Menschen überhaupt sei weiter auf die Aufsätze und Arbeiten von Ecker (A. L. III_{11}, 1880, 1880*, 1880†), His (A. L. III_{11}, 1880*), Braun (1882), Leboucq (1885), Steinbach (1889), Waldeyer (1896), Kohlbrügge (1897) und Rodenacker (1898) hingewiesen.

Hier fasse ich nur kurz zusammen, daß die menschlichen Embryonen von 4—12 mm Nackenlinie einen typischen, äußeren Schwanz haben, dem selbst ein Schwanzdarm nicht fehlt, und der mehr Segmente und Spinalganglien hat als das caudale Ende des ausgebildeten Menschen. Dieser äußere Schwanz (Cauda aperta) wird von der Umgebung überwachsen und verschwindet dadurch unter der Oberfläche; dort bleiben Reste von ihm, die man als Innenschwanz (Braun, 1882) oder vielleicht besser als Cauda occulta (Rodenacker 1898) bezeichnen kann, dauernd erhalten.

Nachdem ich nun die hauptsächlichsten Typen der Embryonalentwickelung in allen Klassen der Wirbeltiere in Wort und Bild dargestellt habe, wäre es meine Aufgabe, den Verschiedenheiten und Aehnlichkeiten nachzugehen, welche hierbei hervortreten und zu versuchen, die Gründe klarzulegen, welche Aehnlichkeiten, und Verschiedenheiten bedingen. Warum es bis dahin unmöglich ist, dieser Aufgabe wirklich gerecht zu werden, wurde schon in der Einleitung zu diesem Kapitel hervorgehoben: selbst die Vorarbeiten auf diesem Gebiete sind sehr gering und ich habe ja an dieser Stelle nicht neue Untersuchungen zu bringen, sondern über den heutigen Stand der Frage zu berichten.

Wenden wir uns zunächst zu einer allgemeinen Uebersicht über die Herausbildung der äußeren Formen. Durch die schwierigen hier gegebenen Probleme wurde vor allen His angezogen. „Ueber die specifische Physiognomie jüngerer Embryonen" handelt der 16. Brief in His' Buch „Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung" (A. L. I, 1874), und in neuerer Zeit ist His in dem Aufsatze „Die Entwickelung der menschlichen und tierischen Physiognomien" (A. L. III_{11}, 1892) auf diese Fragen zurückgekommen. Einen kleinen Ausschnitt aus dem Gebiete untersucht Keibel (1893) in einer Arbeit „Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes (Oberlippe) bei Vertebraten". His (A. L. I, 1874) vergleicht Embryonen von Mensch, Schwein, Reh, Kaninchen, Meerschweinchen und Huhn. Er machte dabei einen sehr interessanten Versuch, über eine bloße Abschätzung der Aehnlichkeit und Unähnlichkeit hinwegzukommen und vergleichbare Zahlenwerte zu gewinnen. Die verglichenen Embryonen wurden zu diesem Behufe auf starkes gleichmäßiges Papier aufgezeichnet, ausgeschnitten, und aus dem Gewicht der ausgeschnittenen Figur der Flächenraum der Profilansicht im ganzen, derjenige des Kopfes sowie des Rückenteiles und des von den Extremitäten unbedeckten Bauchteiles des Rumpfes berechnet. Die so gewonnenen Zahlen wurden dann tabellarisch geordnet. Die 5 untersuchten Säugerembryonen waren so gewählt, daß sie sich in ihren absoluten Maßen einander sehr nahe standen, das Huhn blieb etwas dahinter zurück. Sowohl in der einen, die absoluten Maße, als in der anderen, die prozentischen Anteile enthaltenden Abteilung der Tabelle tritt eine bestimmte Gruppierung der Säugetierembryonen hervor. Die Embryonen vom Reh und vom Schwein stehen einander näher als denen der Nager und als dem menschlichen. Beim Schweins- wie beim Rehembryo wird der schwächere Kopfteil durch den stärkeren Bauchteil kompensiert. Die geringsten Schwankungen zeigt die Kolumne, welche die prozentischen Zahlen des Rückenteils des Rumpfes umfaßt. Bei Beurteilung dieser Zusammenstellung wird man beachten müssen, daß es sich hier um einen ersten Versuch

handelt, daß die Methode noch roh ist, und daß auch die miteinander verglichenen Embryonen nicht genau entsprechenden Stadien angehören: so ist der für die Untersuchung verwandte Schweinsembryo beträchtlich weniger entwickelt als alle anderen. Auch will His durchaus nicht ein fertiges Resultat bringen, er will nur einen Begriff davon geben, welcher Art die Ergebnisse sind, welche eine Vergleichung tierischer Embryonen in Aussicht stellt. Es liegt ihm daran, festzustellen, daß eine Identität in den äußeren Formen tierischer Embryonen nicht existiert. His sagt: „Schon auf frühen Entwickelungsstufen besitzen die Embryonen ihre Klassen- und ihre Ordnungscharaktere, ja, wie wir kaum zweifeln dürfen, auch ihre Art- und ihre Geschlechts-, selbst ihre individuellen Charaktere. Es handelt sich eben nur darum, diesen Charakteren nachzugehen, sie unserem Auge oder überhaupt unserer Erkenntnis geläufig zu machen. Wir stehen heute mit der Differenzialdiagnose der Embryonen ungefähr auf dem Standpunkt eines 1-jährigen Kindes, das alle vierbeinigen Tiere mit einem Kollektivlaute bezeichnet, und wenn wir erst den Fleiß und die Schärfe, welche seit Linné auf den Ausbau des zoologischen Systemes verwendet worden sind, auf Charakterisierung von Embryonen werden verwendet haben, werden wir sicherlich an Fächern und Fächlein eine genügende Zahl gefunden haben, um die zur Beobachtung kommenden Formen darin einzuordnen. Mit der bloßen Beschreibung allerdings werden wir, der Natur der Sache nach, nicht ausreichen. Wage und Maßstab werden um so mehr zu Hilfe genommen werden müssen, auf je frühere Stadien wir zurückgehen.“ Auf dem Wege, den His hier andeutet, türmen sich freilich Schwierigkeiten mannigfacher Art. Aus den Untersuchungen von Fischel (1896) hat sich ergeben, daß sich gerade in den jüngsten Stadien der Vogelentwickelung eine außerordentliche Variabilität in den Proportionen zeigt. Man würde also jedenfalls sehr große Mengen eines immerhin schwer zu beschaffenden Materials beizubringen haben, um statistisch brauchbare Werte zu erhalten, und die Arbeit selbst ist mühevoll und langwierig. So ist der hier von His gewiesene Weg bis dahin nicht weiter beschritten worden. Auch kommt His in seinem Aufsatz von 1892 nicht auf diese Untersuchungsmethode zurück, sondern sucht dem Problem der Entwickelung der menschlichen und tierischen Physiognomie mehr mit der vergleichenden Methode beizukommen. Die Grundform des Kopfes, so führt His aus, wird in den jüngeren Stadien aller Wirbeltierembryonen im Gebiete des Vorderkopfes von dem Gehirn, den beiden Augenblasen, dem Ende des Vorderdarmes und der Epidermis gebildet, von welch letzterer sich in der Folge die Riechgruben abgrenzen. Am Hinterkopf kommen hierzu noch die Ohranlagen und das Herz: weiter einige unbedeutende Muskelanlagen. So bedeutend nun im ausgebildeten Zustande die Unterschiede in der Kopfgestaltung der verschiedenen Wirbeltierformen sind, so sind die ersten Vorstufen doch wenig voneinander verschieden. Mag der Kopf einem Fisch, Vogel oder Säugetier angehören, so zeigt er, gleich dem von ihm umschlossenen Gehirn, anfangs stets eine gegebene, ziemlich einfache Grundform. Dem Hinterkopf ist überall ein Teil der Leibeshöhle angefügt, der das Herz umschließt, und den His als primäre Brusthöhle bezeichnet. Die Seitenwand des Hinterkopfes wird durch die Kiemen oder Schlundbogen gegliedert. Auch das erste Auftreten der Mund-

bucht und ihre Begrenzung durch den Stirnwulst (Stirnfortsatz), die Oberkieferfortsätze und die Unterkieferanlagen sind überall sehr ähnlich. Für die Physiognomie des späteren Kopfes ist es vor allem entscheidend, ob die Brusthöhle nebst dem Herzen dem Kopfe verbunden bleibt, oder ob sich zwischen beide ein höhlenfreier Abschnitt als Hals einschiebt. Bei niederen Wirbeltieren kommt es nicht zur Halsbildung, der Kopf bleibt in breiter Verbindung mit dem Rumpf. So bei den Fischen; auch bei den Amphibien findet sich ein Hals kaum andeutungsweise. Dagegen tritt von den Reptilien an nach aufwärts eine Scheidung des Kopfes vom Rumpf durch Einschiebung eines höhlenfreien Halses ein. His bringt nun die Entstehung des Halses in Beziehung mit der bei allen Amnioten auftretenden Nackenbeuge des Embryos, die zur Herausbildung des so oft beschriebenen Nackenhöckers führt. Das Herz wird durch das Auftreten derselben in den Winkel zwischen Rumpf und Kopf eingeklemmt. Schon durch den Prozeß der Zusammenkrümmung wird die Stellung der Brusthöhle und des Herzens zu der Reihe der Ursegmente eine andere. Das Herz und die Brusthöhle werden nunmehr von mehreren Ursegmenten überragt, und in der Folge schiebt sich die Reihe der Ursegmente noch mehr in die Höhe, so daß beim Menschen z. B. schließlich 7—8 Ursegmente über das Niveau der Brusthöhle zu liegen kommen. Der Hals bildet in diesem Stadium einen zwischen Kopf und Rumpf eingeschobenen Keil, dessen Kante nach vorne in eine einspringende Kehle unter dem Hyoïdbogen ausläuft. Später wird die Nackenbeuge rückgängig. Der Kopf hebt sich allmählich wieder in die Höhe. der Unterkieferbogen und der Hyoïdbogen lösen sich aus ihrer Verbindung mit der Vorderwand der Brusthöhle, und das Herz bleibt in seiner Stellung vor dem Rumpf liegen. In eben dem Maße, als der Kopf sich emporhebt, wird der Hals auch nach vorn freier, doch bleibt er noch längere Zeit hindurch sehr niedrig und behält eine charakteristische Keilform bei. Die Ausbildung einer vorderen Halswand vollzieht sich ziemlich langsam, auf Kosten der sich streckenden Nachbargebiete, besonders auf Kosten der ursprünglichen Brustwand. His schließt aus diesen Vorgängen, wie ich sie im Anschluß an ihn mit hauptsächlicher Berücksichtigung der Vorgänge beim menschlichen Embryo geschildert habe, „daß die spangenartige Vornüberbiegung des Kopfes gegen den Rumpf", also die Nackenbeuge, „eine notwendige Vorbedingung zur Halsbildung ist"; so wird es verständlich, „daß alle jene Wirbeltiere eines eigentlichen Halses entbehren, welche im embryonalen Zustande die Zusammenbiegung nicht durchgemacht haben". Ich füge diesen Ausführungen hinzu, daß man bereits bei manchen Amphibien eine Nackenbeuge erkennen kann, man findet dieselbe an den Embryonen von Menobranchus (Amphibien, Fig. 17, a—d) und Proteus (Amphibien, Fig. 16, b); besonders deutlich tritt sie bei den Gymnophionen (Amphibien, Fig. 15, m—r) hervor. Immerhin bleibt die Nackenbeuge aber bei allen Amphibien weit hinter der Nackenbeuge der Amnioten zurück, man wird also wegen ihres Vorkommens bei Amphibien die Folgerungen von His nicht ohne weiteres ablehnen können. Nicht ganz kann ich es mit der von His gegebenen Auffassung in Einklang bringen, daß man gelegentlich bei bestehender Nackenbeuge, die Halsbildung schon ziemlich vorgeschritten findet (vergl. z. B. Vögel, Fig. 38, m; Fig. 39 e und f); ebensowenig, daß

bei den Cetaceen (vergl. Fig. 50 und 51) zwar die Nackenbeuge stark ausgesprochen ist, der Kopf sich dann auch aufrichtet, ein Hals aber kaum zur Ausbildung kommt.

Die weitere Ausbildung der Physiognomie bei den Wirbeltieren ist besonders abhängig von der Differenzierung und Ausbildung des Stirnfortsatzes und der von ihm aus entstehenden Nasenfortsätze. Der Stirnfortsatz bildet die Grundlage jenes vortretenden Gesichtsteiles, den wir je nach der Tierspecies als Nase, Rüssel, Schnabel oder Schnauze bezeichnen. Als zusammenfassenden Ausdruck will ich mit His das Wort Schnauze wählen. Bei der Entwickelungsgeschichte der äußeren Nase und des Mundes werden die Entwickelungsvorgänge, auf welche ich hier hindeute, im einzelnen zu besprechen sein. An dieser Stelle möchte ich nur auf einen Punkt näher eingehen. Wenn man die Physiognomien der verschiedenen Wirbeltiere miteinander vergleichen will, muß man sich darüber klar sein, daß der obere Mundrand bei den verschiedenen Wirbeltieren, den man leider vielfach durchweg einfach als Oberlippe bezeichnet, durchaus nicht bei allen Wirbeltieren die gleiche morphologische Bedeutung hat. His (A. L. III_{11}, 1892), der den Ausdruck Lippe resp. Oberlippe beibehält, führt aus, daß wir bis jetzt vier Formen von Oberlippen unterscheiden müssen:

„1) die Lippe der höheren Wirbeltiere und der Amphibien, welche durch Verschmelzung des mittleren Stirnfortsatzes mit den Oberkieferfortsätzen entsteht und die vor den primären Choanen liegt;

2) die Lippe der Knochenfische, an deren Bildung der mittlere Stirnfortsatz zwar teilnimmt, aber deren Ort unterhalb der primären Choanen fällt“;

3) die Oberlippe der Selachier, welche ohne Beteiligung des mittleren Stirnfortsatzes unterhalb der Riechgrube entsteht. „Wenn wir“, sagt His, „die erste Form als ‚Gesichtslippe‘ bezeichnen, so können wir die Formen 2 und 3 vielleicht ‚Gaumenlippen‘ nennen.“

4) „Eine vierte Form ist die ‚Rachenlippe‘, sie hat ihren Ausgangspunkt hinter dem Eingange in die Rathke'sche Tasche.“ Sie ist eine Eigentümlichkeit der Petromyzonten. Ich selbst ziehe es vor, den Ausdruck Lippen für die fleischigen Hautmuskelwülste zu reservieren, welche den Mund der Säuger und des Menschen umgeben.

Da die einfache Anführung der His'schen Resultate nicht genügen wird, um über diese wichtigen Verhältnisse wirklich Klarheit zu schaffen, werde ich sie noch an der Hand einer Reihe von Abbildungen erläutern.

Die Figg. 79 a, b, c und d geben Medianschnitte durch Köpfe von Petromyzon Planeri nach Kupffer (1894), zum Vergleiche dazu gebe ich 2 Medianschnitte durch die Köpfe eines Kaninchen- und eines etwas weiter entwickelten Meerschweinchenembryos Fig. 79 e und f (aus Keibel, 1889).

Fig. 79 a von Petromyzon ist ohne Schwierigkeit mit dem Sagittalschnitte durch den Kopf des Kaninchenembryos zu vergleichen. Bei beiden ist die Epidermis im Begriffe, sich von der Gehirnanlage zu sondern, der vordere Neuroporus ist eben noch kenntlich; daß beim Petromyzonembryo in diesem Stadium die Anlage des Centralnervensystems noch solide ist, ist nicht weiter von Belang. Die Hypophyse ist bei beiden Embryonen eben zu erkennen. Die Mundbucht ist bei Petromyzon freilich weniger tief als beim Kaninchen. Während nun

aber beim Säuger, wie Fig. 79 e zeigt — und ebenso liegen die Dinge von den Selachiern aufwärts bei allen Vertebraten — die Hypophyse in die Tiefe der sich weiter ausbildenden Mundbucht zu liegen kommt und der obere Mundrand sich aus vor ihr gelegenen Teilen bildet, sehen wir in Fig. 79 (Physiognomie I) b hinter der Hypophyse vom oberen Rande der Rachenhaut eine Falte vorwachsen: diese Falte schiebt sich vor der Hypophyse und der mit der Hypophyse unmittelbar benachbarten Anlage des Riechorganes nach vorn, ihr unterer Rand ist es, der den oberen Mundrand (als Rachenlippe His) bildet. Noch deutlicher tritt das in einem älteren Stadium Fig. 79 c hervor.

Bei der Fig. 79 d ist dann nach Verschwinden der primären Rachenhaut die Mundhöhle mit dem Darme in freie Verbindung getreten. Hypophyse und Riechorgan liegen nun in einem gemeinsamen Hohlraume, der auf der dorsalen Fläche des Kopfes mündet.

Die Verhältnisse bei Selachiern erläutern einige Abbildungen nach Acanthias- und Torpedoembryonen. Fig. 80 a und a_1 zeigen den Kopf eines Acanthiasembryos, bei dem die Riechgrübchen deutlich angelegt sind, im Profil und en face. Am Mandibularbogen sind die Oberkieferfortsätze sowohl im Profil wie am Enfacebilde deutlich ausgeprägt. Mit ihrem vorderen Ende haben die Oberkieferfortsätze sich einander schon recht genähert. Durch die Lage der Oberkieferfortsätze ist die Stelle des oberen Mundrandes schon jetzt bestimmbar und man erkennt in Fig. 80 a_1 sehr deutlich, wie weit die Riechgruben vor den oberen Mundrand zu liegen kommen, mit dem sie auch späterhin keinerlei Beziehungen gewinnen. Wir sehen ein solches späteres Entwickelungsstadium in der Fig. 80 b dargestellt. Die beiden Riechgruben erscheinen in derselben durch 2 einander entgegenwachsende Fortsätze je in eine mehr augenwärts und lateral und eine mehr mundwärts und medial gelegene Abteilung geteilt. In der Fig. 80 c sehen wir dann die definitiven Verhältnisse angebahnt. Durch die Ausbildung einer Schnauzenkante sind die Nasengrübchen auf die untere Seite des Kopfes verlagert. Die beiden Fortsätze, welche ich in ihrer Anlage in der Fig. 80 b beschrieb, sind weiter ausgebildet. In der Nebenfigur 80 c_1 kann man ihr Verhalten noch besser erkennen. Diese Fortsätze verwachsen bekanntlich niemals miteinander.

Im Prinzipe durchaus gleich liegen, wie uns die Figg. 80 d, d_1 und e zeigen, die Dinge bei Torpedo; nur ist das Nasengrübchen von Anfang an dem oberen Mundrande mehr genähert und liegt, wie Fig 80 e zeigt, beim ausgebildeten Tiere unmittelbar vor dem oberen Mundrande.

Im wesentlichen gleich wie bei den Selachiern verlaufen die entsprechenden Entwickelungsvorgänge auch bei den Teleostiern. Wenn man bei den Teleostiern den mittleren Stirnfortsatz an der Bildung des oberen Mundrandes teilnehmen läßt, so liegt kein Grund vor, das nicht auch bei den Selachiern zu thun. Ich habe mich früher (Keibel, 1893) dahin ausgesprochen, daß in beiden Fällen die Oberkieferfortsätze allein den oberen Mundrand bilden. Auch sehen wir dieselben bei Fig. 80 d_1 von Torpedo in der Mittellinie beinahe in Berührung, dagegen scheint die Abbildung Fig. 80 b von Acanthias dafür zu sprechen, daß der medialste Teil des oberen Mundrandes nicht direkt auf die Oberkieferfortsätze zurückzuführen ist, Ob man das dazwischenliegende Stück dem Stirnfortsatze zurechnen will, mag dahingestellt bleiben; das, worauf es mir ankommt, ist, festzustellen, daß wir in der Bildung



Erklärung der Figur 79. Bildung der Physiognomie, I.

Fig. a, b, c, d. Medianschnitte durch Köpfe von Embryonen des Petromyzon Planeri nach Kupffer (1894).

cc. Kommissur im Cerebellum. *cd.* Chorda dorsalis. *ch.* Chiasma opticum. *cp.* Commissura posterior. *cs.* Commissura superior. *D.* Darm. *d.* präoraler Darm. *e.* Großhirnregion des Vorderhirnes. *ep*¹ Paraphysis. *ep*² Zirbel. *hy.* ektodermale Hypophysenanlage. *le.* Leberbucht. *lo.* Lobus olfactorius impar. *m.* Mundbucht. *N.* Nachhirn. *p.* Parencephalon. *pd.* Plica dorsalis encephali. *r.* Riechplatte resp. Riechorgan. *ro.* Recessus opticus. *tp.* Tuberculum posterius des Vorderhirnes. *v* Blutgefäß.

Fig. a. Medianschnitt durch den Kopf eines Embryos vom 5. Tage nach der Befruchtung. Bei *r* ist der massive Neuralstrang noch nicht von der Epidermis gelöst. Vergr. 100 : 1.

Fig. b. Medianschnitt durch den Kopf eines Embryos im Zeitpunkt des Ausschlüpfens, am 8. Tage nach der Befruchtung. Vergr. 100 : 1.

Fig. c. Ammocoetes Planeri, 4 mm lang. Kopf median durchschnitten. Die Durchbohrung der Rachenhaut leitet sich ein. Vergr. 100 : 1.

Fig. d. Ammocoetes Planeri, 6 mm lang. Kopf im Medianschnitt. Vergr. 100 : 1.

Fig. e und f. Medianschnitte durch die Köpfe von Säugerembryonen nach KEIBEL (89).

CH. Chorda. *En.* Entoderm. *Hp.* ektodermale Hypophysenanlage. *Inf.* Infundibulumanlage. *KD.* Kopfdarmbucht. *MB.* Mundbucht. *Md.* Mandibularbogen. *v.H.* Vorderhirn.

Fig. e. Medianschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryos.

Fig. f. Medianschnitt durch den Kopf eines älteren Meerschweinchenembryos.

des oberen Mundrandes bei Teleostiern und Selachiern keine prinzipiellen Unterschiede haben. Für die Knochenfische folge ich der Schilderung von HIS (A. L. III_{11}, 1892), dessen Arbeit auch die Figg. 80 f, g, h entnommen sind. Die beiden Riechgruben öffnen sich auch beim Knochenfischembryo ursprünglich nach abwärts und etwas nach vorn. Beim Lachs- oder Forellenembryo von 5 mm Länge liegen die noch seichten, durch ihr verdicktes Epithel charakterisierten Gruben unter dem vorderen Ende des Gehirnes unter den beiderseitigen Augenblasen (Fig. 80 f). Allmählich verschiebt sich die Oeffnung der Grube nach vorn und nach oben hin. Beim Fischchen von 12—14 mm ist sie noch von der Ventralseite her sichtbar (Fig. 80 g) Bei solchen von 20 mm liegt sie bereits an der oberen Seite der Schnauze und jetzt vollzieht sich auch die Trennung von beiden Oeffnungen voneinander. Der mediale, über die Grube vorstehende Saum entsendet lateralwärts eine kleine Spitze und dieser kommt eine vom lateralen Saume ausgehende Spitze entgegen. Die beiden Spitzen bleiben eine Weile voneinander getrennt, ehe sie sich endgiltig miteinander verbinden (Fig. 80 h). Ob man, wie HIS will, die mediale Spitze „der seitlichen Ausladung am mittleren Stirnfortsatze höherer Wirbeltiere" gleichzusetzen hat, während die laterale Spitze auf Rechnung des Oberkieferfortsatzes kommt, will ich dahingestellt sein lassen. Noch bevor die beiden Riechgruben auf die dorsale Seite der Schnauze verlagert werden, bei Embryonen von 8—12 mm Länge laufen die beiden Oberkieferwülste in einen Verbindungsbogen aus, welcher, unter den Riechgruben liegend, den vorderen Zugang zum Munde bildet und den HIS als Subnasalwulst bezeichnet (Fig. 80 g); er liefert den oberen Mundrand, indem sich von ihm eine schmale Leiste ablöst, welche den Mund von oben her begrenzt. Diese Leiste kann sich in der Folge sehr selbständig gestalten, bei manchen Fischen entwickelt sie sich zu einem förmlichen Rohre, welches ein- und auswärts geschoben werden kann.

Bei Dipnoern bildet sich der obere Mundrand anders, wir finden Verhältnisse, wie wir solche vielleicht schon bei manchen Selachiern, wie z. B. Torpedo, als angebahnt betrachten können. Faßt man die Figg. 12 r, s, s_1, t für Ceratodus ins Auge, so erhält man den Eindruck — und denselben Eindruck erhält man bei der Untersuchung ausgebildeter Dipnoer — daß die ähnlich wie bei Knochenfischen durch eine Brücke geteilten Nasengrübchen hinter den oberen Mundrand, also in den Bereich der Mundhöhle zu liegen kommen. Der obere



Figur 80. Physiognomie, II.

Erklärung der Figur 80. Bildung der Physiognomie, II.

Fig. a–c. Köpfe von Acanthiasembryonen, die ich Frl. J. B. PLATT verdanke. Vergr. a, a_1, b 10 : 1; c 5 : 1; c_1 die rechte Nasenöffnung stärker vergrößert.

Fig. d und d_1. Kopf eines Torpedoembryos von 15 mm Länge. Vergr. 10 : 1.

Fig. e. Mund und Nasengegend eines Torpedoembryos von 44 mm Länge. Vergr. 5 : 1. Fig. e_1 die linke Nasenöffnung stärker vergrößert.

Fig. f, g und h. Köpfe von Lachsembryonen nach HIS (A. L. III_{11}, 1892). Vergr. 10 : 1.



Erklärung der Figur 81. Physiognomie, III.

Fig. a und a_1. Kopf eines Hühnerembryos von 70 Stunden; a im Profil und a_1 schräg von unten. Vergr. 15 : 1.

Fig. b. Kopf eines Hühnerembryos von 130 Stunden. Vergr. 10 : 1.

Fig. c. Kopf eines Hühnerembryos von 147 Stunden. Vergr. 10 : 1.

Fig. c_1. Die Gegend der linken Nase und der primitiven Choane bei demselben Embryo stärker vergrößert.

Mundrand würde sich demnach vor den Riechgruben bilden. Nach den Schilderungen von Semon aber, welche p. 46, 47 wiedergegeben sind, liegen die äußeren Nasenlöcher vor, die inneren hinter dem oberen Mundrande. Diese Differenz erklärt sich aus der Definition, welche Semon für den oberen Mundrand giebt. Folgen wir Semon, so liegen auch bei Dipnoern schon die Dinge wie bei den Amphibien und von ihnen aufwärts haben wir im wesentlichen gleichartige Verhältnisse.

Die Untersuchungen von Brauer (A. L. III_7, 1899) an Hypogeophis erlauben uns auch für die Amphibien die hier in Frage kommenden Verhältnisse klarer zu übersehen, als das bislang möglich war. Ich folge hier Brauer's (A. L. III_7, 1899) Schilderung und bitte die Abbildungen Figg. 15 p_1, q_1, r_1, s, t, u_1 zu vergleichen.

Wenn die Mundbucht gegen die Pericardialhöhle durch das Zusammentreten der Mandibularbogen abgegrenzt wird, beginnt zwischen Stirnfortsätzen und Kieferbogen der Oberkieferfortsatz einzurücken und bald kommt derselbe auf die gleiche Höhe mit den benachbarten Bildungen zu liegen. Eine enge Rinne bleibt jederseits des Fortsatzes noch bestehen. Von diesem Momente ab, wo die Oberkieferfortsätze sich soweit entwickelt haben, treten andere wichtige Vorgänge ein, welche die Bildung des Gaumens und die Beziehungen der Nase zur Mundbucht betreffen. Bisher waren die Riechgruben durch einen Wall, welcher von den vereinigten Stirnfortsätzen gebildet war, völlig gegen die Mundbucht abgeschlossen. Nun aber beginnt dieser Wall flacher zu werden und es entsteht eine immer tiefer werdende Rinne, welche die Riechgruben in direkte Kommunikation mit der Mundbucht bringt, die Nasenrachenrinne nennt sie Brauer. Der Vorgang läßt sich auch in der Weise beschreiben, daß die früher zu einem Ringe vereinigten Stirnfortsätze ventral sich voneinander trennen, so daß sie jetzt wie ein Hufeisen die Gruben umfassen. Von den Schenkeln des Hufeisens beginnen die lateralen alsbald mit den Oberkieferfortsätzen zu verschmelzen, wodurch jetzt auch die Seitenwände der Mundbucht geschlossen werden, dagegen wuchern die medialen Schenkel mit den zwischen ihnen liegenden Teilen des Stirnwulstes in die Tiefe und bilden sich zur Anlage des Gaumens um, an dessen Bildung die Oberkieferfortsätze mithin nicht beteiligt sind. Die Gaumenanlage senkt sich tiefer in die Mundbucht, und indem die dorsalwärts anstoßende Partie sich über dieselbe wölbt, entzieht sie sich bis auf die verdickten Seitenpartien dem Blicke, später verschwinden auch diese. Nach der Ablösung der Gaumenanlage wächst der mediale Stirnfortsatz wieder dem mit dem Oberkieferfortsatze vereinigten lateralen entgegen und legt sich ihm eng an. Dadurch wird natürlich die Nasenrachenrinne verengt bis zu einer allerdings tiefen Spalte. Indem dann die genannten Fortsätze miteinander verschmelzen, verschwindet die äußere Rinne vollständig, die Oeffnungen der Riechgruben kommunizieren allein durch einen engen Kanal mit der Mundbucht. Für die Auffassung dieser Entwickelungsvorgänge bei den Amnioten wird es genügen, wenn ich sie an der Hand einiger Abbildungen kurz so darstelle, wie man dieselben beim Huhn leicht verfolgen kann. Bei einem Hühnerembryo von 70 Stunden (Fig. 81 a und a_1), der ziemlich genau dem Embryo der Normentafel von Keibel und Abraham (A. L. II, 1900) Fig. 19 entspricht, sehen wir

bei Betrachtung des Kopfes von der linken Seite und unten her ein deutliches Nasengrübchen, dessen Umrandung nach der Mundbucht hin unterbrochen ist. Dieses Nasengrübchen ist aber, obwohl schon ein gut ausgesprochener Oberkieferfortsatz vorhanden ist, noch weit vor der Mundbucht gelegen.

Die Abbildung erinnert sehr an die Verhältnisse, die wir bei dem jüngsten von uns in dieser Frage herangezogenen Acanthiasembryo (Fig. 80 a) kennen gelernt haben.

Fig. 81 b, von einem 130 Stunden bebrüteten Hühnerembryo, zeigt dann, wie der mit dem lateralen Stirnfortsatze verbundene Oberkieferfortsatz sich dem medialen Stirnfortsatze nähert. Fig. 81 c, bei einem Hühnerembryo von 147 Stunden, wie der obere Mundrand durch die Anlagerung des Oberkieferfortsatzes an den medialen Stirnfortsatz gebildet ist. Wir sehen hier von unten und rechts in die Mundhöhle und erkennen so, wie das äußere Nasenloch und die primitive Choane zustandekommen.

Fig. 81 c_1 giebt die wichtigste Stelle der Figur noch bei stärkerer Vergrößerung. Im einzelnen abweichend, im Prinzipe aber durchaus entsprechend, bildet sich der obere Mundrand auch bei Reptilien und Säugern.

Wenden wir uns nun von den specielleren Fragen nach der Ausgestaltung der äußeren Körperform im allgemeinen und der Physiognomie im besonderen zu einer kurzen Erörterung der großen Frage, ob und wie weit es bis dahin möglich ist, die Formausgestaltung der Embryonen auf allgemeine mechanische Gesetze zurückzuführen.

Bei den gewaltigen Erfolgen, welche in der zweiteu Hälfte des eben verflossenen Jahrhunderts die mechanisch-physikalische Betrachtungsweise auf anderen Gebieten der Naturwissenschaft zeitigte, ist es verständlich, wie man die gleiche Betrachtungsweise auch auf die Entwickelungsgeschichte anwandte.

Vor allem war es His, welcher hier Bahn zu brechen versuchte. Schon in seinen berühmten „Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes: die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei", Leipzig 1868, faßt His (A. L. III_9, 1868) das Problem in ganzer Großartigkeit auf und sucht eine fundamentale Lösung zu geben. In seiner Rede über die „Bedeutung der Entwickelungsgeschichte für die organische Natur" (1870) und in seinen Briefen über „unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung" (A. L. II, 1874) trägt er seine Ideen und die Resultate seiner Forschungen in weitere Kreise und in fast allen seinen späteren Arbeiten sehen wir ihn mit der gewaltigen Aufgabe ringen. Unmöglich kann ich hier im einzelnen darüber Rechenschaft geben und die Frage in ihrer ganzen Tragweite behandeln, das muß in einem besonderen Kapitel geschehen, welches die Grundprobleme der Entwickelungsgeschichte behandelt.

Hier kann ich nur die Grundlage andeuten, auf denen His aufzubauen versucht, und von den Grundgedanken, welche ihn leiten, berichten.

His geht von dem Studium des Hühnerkeimes aus, bei dem der eigentliche Keim ein flaches, blattförmiges Gebilde ist. Er führt aus, daß derselbe von dem Eintritt der Entwickelung ab fort und fort an Flächenausdehnung und Dicke zunehme, also wachse.

Das Wachstum erfolgt aber nicht überall mit gleicher Energie; es schreitet in den centralen Teilen rascher voran als in den peripherischen. Die notwendige Folge hiervon muß die Entstehung von Faltungen sein, da eine sich dehnende Platte nur dann flach bleiben kann, wenn ihre Dehnung an allen Punkten dieselbe ist. Solche Falten, die Grenzfalten, welche den Keim gegen die Umgebung abgrenzen, und die Medullarfalten treten nun in der That ein und mit ihnen die erste fundamentale Gliederung der Keimscheibe. Nach His lassen sich nicht nur die Abgrenzung von Kopf und Rumpf, von rechts und links, von Stamm und Peripherie, nein auch die Anlage der Gliedmaßen, sowie die Gliederung des Gehirnes, der primitiven Wirbelsäule, des Herzens und der zuerst auftretenden Eingeweide mit zwingender Notwendigkeit als mechanische Folgen der ersten Faltenentwickelung demonstrieren. Bedenken wir nun, daß Verschiedenheiten der ursprünglichen Keimscheibenbildung sowohl als Verschiedenheiten in der Verteilung der Wachstumsenergie den 1. Faltenwurf und damit die ganze nachfolgende Organgliederung abändern müssen, so ergiebt sich daraus, daß eben diese allerprimitivsten Verhältnisse das entscheidende Motiv für die typische Ausbildung der Organismen enthalten.

Es ist nun aber ersichtlich, daß ein an und für sich ziemlich einfaches Gesetz räumlicher und zeitlicher Wachstumsausbreitung doch die allerkompliziertesten Formen veranlassen kann, und daß kleine Unterschiede in jenem Gesetz bei langandauerndem Wachstum zu steigenden Differenzen der Gestaltung zu führen vermögen. — So wird dadurch, daß wir von der Gestaltung, als von der abgeleiteten Funktion, auf das Wachstum, als die Grundfunktion, zurückgehen, nicht nur die Geschichte individueller Körperbildung zu einem mechanischen Problem, sondern es erscheint auch die Beziehung der verschiedenen organischen Formen zu einander in einem neuen, sehr viel vereinfachten Lichte.

Das Wachstum jedes organischen Keimes, als ein nach Zeit und Raum streng normierter Vorgang, muß einen mathematischen Ausdruck besitzen, in welchem die Wachstumsgeschwindigkeit jedes Punktes in ihrer Abhängigkeit von der Zeit und von der Lage bestimmt ist. Eine solche Wachstumsformel aber wird, wie jeder derartige mathematische Ausdruck, eine bestimmte Form besitzen und eine gewisse Anzahl konstanter Größen enthalten. Denken wir uns nun für eine große Anzahl verschiedener organischer Wesen die das erste Wachstum bestimmenden Formeln gegeben, so werden diese sich nicht nur durch ihre Form voneinander unterscheiden, sondern es werden auch bei gleicher Form Unterschiede in der Größe der konstanten Glieder vorhanden sein, und obwohl wir diese Formeln jetzt noch nicht kennen, so ist doch so viel schon mit Sicherheit zu sagen, daß sie einmal nach ihrer Form und dann, bei gegebener Form, wieder nach dem numerischen Werte ihrer konstanten Glieder müssen in Reihen angeordnet werden können. Alle typischen Uebereinstimmungen oder Verschiedenheiten organischer Wesen werden in solchen Reihen ihre streng mathematische Begründung finden. Auch das große Reich organischer Gestalten, als verkörperter Ausdruck bildenden Lebens, ist, so schließt His, der ordnenden Herrschaft einfacher Zahlen sicher nicht entzogen. Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, hatte dann His den Physiker Eduard Hagenbach (A. L. III_9, 1868) veranlaßt, „die Gestaltveränderung einer unvollkommen-elastischen dünnen Platte, deren verschiedene Teile ein ungleiches Wachstum haben“, mathe-

matisch zu behandeln. HAGENBACH kommt zu dem Schluß, daß die mathematisch-mechanische Behandlung der Aufgabe bis jetzt nichts anderes thun kann, als im allgemeinen zu zeigen, wie eine verhältnismäßig einfache Wachstumsfunktion eine sehr verwickelte Gestaltung der Platte erzeugen kann, die in ganz rohen Zügen die Verhältnisse des sich entwickelnden Keimes darstellt; die Erklärung der feineren äußeren Formen könne beim jetzigen Standpunkt der Wissenschaft wohl nur an der leitenden Hand einer sorgfältigen Beobachtung geschehen und nicht auf die Ableitung aus einer allgemeinen Wachstumsfunktion Anspruch machen.

Ich kann mir über die kurz vorgetragenen Probleme, aus schon früher dargelegten Gründen, natürlich kein irgend abschließendes Urteil erlauben. Ich bemerke nur, daß, so wichtig auch die von HIS vorgetragenen Gesichtspunkte sind und so interessant viele seiner Folgerungen, ich doch glaube, daß die mechanisch-physikalische Behandlungsweise bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse und unserer Methoden nicht das leisten kann, was man sich von ihr versprochen hat. Gewiß ist das „ungleiche Wachstum" von höchster Bedeutung, aber es ist in einer für eine mathematische Behandlungsweise nötigen Bestimmtheit noch nicht festzustellen, und damit fehlt für die mathematische Betrachtungsweise bislang die nötige feste Grundlage. Auch darf man sich nicht verhehlen, daß die komplizierten Verhältnisse des werdenden Organismus mechanisch vollkommen nur dann verstanden werden können, wenn man bis auf die molekulare Struktur der Eizelle zurückgeht. Diese aber klarzulegen, dürften wir für lange noch nicht imstande sein, handelt es sich doch um Verhältnisse, welche einer direkten Beobachtung wohl für immer verschlossen bleiben dürften. (Vergl. darüber die interessanten Ausführungen von ZEHNDER, 1900.)

Die Versuche, welche ein anderer Forscher, GOETTE (A. L. III_7, 1875), macht, um die Probleme der embryonalen Körperausgestaltung physikalisch-mechanisch zu lösen, streife ich nur kurz. Nach GOETTE ist das Vorhandensein eines von einer Membran umschlossenen, sphäroïdisch geformten Körpers, der mit der flüssigen Umgebung in endosmotischer Wechselwirkung steht, vollkommen hinreichend, einen organischen Entwickelungsprozeß einzuleiten, wenn nur einerseits gewisse Abweichungen von der reinen Kugelform (Ungleichheit und Asymmetrie der Hauptachsen) verwirklicht und andererseits feste Partikelchen, bei deren Lösung Spannkräfte in lebendige Kräfte umgesetzt werden, im Inneren des Gebildes enthalten sind. So einfach aber, wie die Ursachen der Erzeugung tierischen Lebens überhaupt, sind GOETTE's Theorie zufolge auch die Bedingungen zur Produktion der großen umfassenden Typen. Das Zustandekommen der für jeden Hauptstamm charakteristischen Organlagerung setzt nichts weiter voraus als gewisse allgemeine Längenverhältnisse der Achsen: Gleichheit der Kreuzachsen würde zur Herstellung des Radiatentypus führen; bei Ungleichheit dieser Achsen und Asymmetrie der längeren derselben müssen Würmer, Arthropoden und Armfüßer entstehen; ist aber das ganze Ei in der Richtung der asymmetrischen Achse zusammengedrückt, so sind die Bedingungen erfüllt, um den Keim die wesentliche Entwickelung des Wirbeltieres durchmachen zu lassen. Ich gehe auf

Goette's Anschauungen nicht weiter ein, sondern verweise auf sein citiertes Werk über Bombinator igneus und auf die Behandlung dieser Fragen in Hugo Spitzer's Beiträgen zur Descendenztheorie und zur Methodologie der Naturwissenschaft.

Interessant ist die Art, in der Rabl (1896) neuerdings an die Behandlung der mechanischen Probleme des Tierkörpers herantritt. Bei seinen Untersuchungen über die Entwickelung der paarigen Flossen der Selachier konnte er zum ersten Male die Möglichkeit darthun, gewisse Organisationsverhältnisse einer Tierform zu berechnen, wenn die nötigen Prämissen hierzu gegeben sind. Kennt man die Zahl der Radien der Brust- und Bauchflosse der Rajiden, so kann man nach der Formel

$$\frac{R}{2} + 4 = W$$

die Zahl der Rumpfwirbel berechnen. In dieser Formel bedeutet R die Zahl der Radien, W die Zahl der Rumpfwirbel.

Auf die Möglichkeit einer solchen Berechnung aufmerksam geworden, fand Rabl auch andere Fälle, in denen sich ein solches gesetzmäßiges Verhalten feststellen ließ. So ist es nach ihm möglich, aus der Zahl der Bauchschilderreihen und der Zahl der Schuppenringe des Schwanzes einer Eidechse einen annähernd sicheren Schluß auf die Zahl der Rumpf- und Schwanzwirbel zu ziehen.

„Nun ist es aber bekannt, in welch innigen Wechselbeziehungen die Zahl der Wirbel zu der Zahl der primären Segmente der Seitenrumpfmuskulatur und diese wieder zu der Zahl der Spinalnerven und segmentalen Gefäße steht, und man wird also aus der Zahl der Wirbel nur indirekt sogar aus der Beschaffenheit des Hautskelettes mit ziemlicher Sicherheit eine ganze Reihe anderer Organisationsverhältnisse zu berechnen vermögen. Ebenso ließe sich leicht zeigen, daß zwischen der Zahl der Rumpfwirbel und der Zahl der primären Urnierenkanälchen ein ganz bestimmtes, numerisch ausdrückbares Wechselverhältnis besteht und daß man unter Berücksichtigung gewisser Cautelen imstande ist, indirekt aus der Zahl der Bauchschilderreihen einen Schluß auf die Zahl der primären Urnierenkanälchen zu ziehen."

„Diese und andere Thatsachen", fährt Rabl fort, „werden allerdings nur denjenigen in Erstaunen setzen, der nicht voll und ganz durchdrungen ist von der unabänderlichen Gesetzmäßigkeit alles Geschehens; wer aber bedenkt, wie sich in jeder Schuppe eines Fisches oder Reptils, in jeder Feder eines Vogels, in jedem Zahn eines Säugetieres die ganze Art wiederspiegelt, für den verlieren auch jene Thatsachen das Sonderbare, das ihnen vielleicht auf den ersten Blick anhaftet."

„Jene innigen Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Organen des Körpers, Wechselbeziehungen, welche, wie die Beispiele von Rajiden und der Eidechse zeigen, zahlenmäßig zum Ausdrucke gebracht werden können, legen den Gedanken nahe, daß es einmal, wenn unsere entwickelungsgeschichtlichen und anatomischen Kenntnisse ungleich bessere sein werden als heutzutage, gelingen werde, für jede genau untersuchte Tierform eine Formel zu finden, welche uns in den Stand setzt, die gesamte Organisation derselben mit voller Sicherheit zu berechnen. Und wenn wir für eine große Zahl mehr oder weniger verwandter Formen derartige Formeln ermittelt hätten, so dürften wir wohl auch die Hoffnung hegen, daß uns einmal die Möglichkeit eröffnet würde, zu zeigen,

wie durch die Einführung eines neuen oder die Ausschaltung eines alten Faktors die eine Form aus der anderen sich entwickelt habe. Es ist dies wesentlich derselbe Gedanke, den MACH vor 2 Jahren in einem Vortrage ‚über das Prinzip der Vergleichung in der Physik‘ zum Ausdruck brachte, indem er sagte: Wir dürfen hoffen, ‚daß vielleicht ein Mathematiker, welcher das Thatsachenkontinuum der Embryologie auf sich wirken läßt, dem die Paläontologen der Zukunft vielleicht mehr Schaltformen und Abzweigungsformen zwischen dem Saurier der Vorwelt und dem Vogel der Gegenwart vorführen können, als dies jetzt mit dem vereinzelten Pterodactylus, Archaeopteryx, Ichthyornis etc. geschieht, daß dieser uns durch Variation einiger Parameter wie in einem flüssigen Nebelbild die eine Form in die andere überführt, so wie wir einen Kegelschnitt in den anderen umwandeln‘.“

Zum Vergleiche brauche ich nur kurz auf die Ausführungen von HIS und HAGENBACH hinzuweisen, welche ich vorher gegeben und besprochen habe.

Hier will ich selbst noch auf eine Reihe von Faktoren aufmerksam machen, welche auf die Formausgestaltung der verschiedenen Embryonen von wesentlichem Einflusse sind, ohne daß sie bis dahin eine direkt mechanisch physikalische Behandlung erlauben. Als solche Faktoren zähle ich hier auf:

1) die größere oder geringere Menge von Nahrungsstoffen (Deutoplasma, Dotter), welche die Eier der verschiedenen Tiere enthalten.

2) die Größe der Eier, resp. die größere oder geringere Menge des in den Eiern enthaltenen Protoplasmas (Bildungsdotter):

3) den Einfluß des Mediums, in welchem sich das Ei entwickelt. Je nachdem der Embryo sich im Wasser oder, mit Schalen umgeben, in der Luft oder im Muttertiere entwickelt, muß er sich dieser besonderen Umgebung in verschiedener Weise anpassen, und dadurch wird seine Formausgestaltung oft nicht unwesentlich beeinflußt.

4) Auch das frühere oder spätere Auftreten einzelner Organsysteme und ihre langsamere oder schnellere Ausbildung übt einen Einfluß auf die Formausgestaltung des Embryos.

5) Schließlich werden wir auch den Faktor der Vererbung nicht außer acht lassen dürfen. So wenig wir heute im stande sind, die Thatsache der Vererbung mechanisch physikalisch zu erklären, bezw. zu begründen, so ist sie nichtsdestoweniger eine Thatsache, mit welcher wir zu rechnen haben, und ebenso wie wir für das Auftreten der rudimentären Organe keinen anderen Grund als die Vererbung anführen können, werden wir uns bei der Ausgestaltung der Formen des Wirbeltierstammes auf sie berufen müssen.

Wenden wir jetzt unsere Aufmerksamkeit den einzelnen, eben aufgeführten Faktoren etwas eingehender zu und betrachten wir zunächst den Einfluß, den der Dotter, das Deutoplasma, auf die Formausgestaltung der Embryonen hat.

Der Dotter, das Deutoplasma, ist zwar für das werdende Wesen eine Mitgift von allergrößtem Nutzen: er ist eine reiche Kraftquelle, welche es ermöglicht, daß die komplizierten Entwickelungsprozesse sich in ununterbrochener Folge abspielen und in kurzer Zeit ein hoch

organisiertes Wesen hervorbringen. In morphologischer Hinsicht bildet aber der Dotter einen Ballast, der die Formausgestaltung des Embryos hindert. Schon die Furchung wird durch ihn gehemmt und modifiziert, dann die Bildung der Keimblätter, vor allem die Bildung des Entoderms und seiner Organe, und schließlich stellt der Dotter der ganzen Ausgestaltung des Körpers, wie wir später beim Vogel ausführlicher besprechen wollen, bedeutende Hindernisse entgegen, die erst durch besondere Entwickelungsvorgänge überwunden werden müssen. Sehr wenig Dotter ist im Ei des Amphioxus vorhanden, und dementsprechend ist der Einfluß des Dotters, wie wir gesehen haben, auf die Entwickelung des Amphioxus sehr gering. Wenn die Gastrulation abgeschlossen ist und sich Cölom und Chorda gebildet haben, streckt sich der Embryo des Amphioxus in die Länge, flacht sich ab, spitzt sich an beiden Enden zu und besitzt nun bald eine Gestalt, welche sich der des erwachsenen Tieres nähert.

Am nächsten kommen diesen Verhältnissen noch die Petromyzonten und manche Amphibien mit verhältnismäßig wenig Dotter. Bei allen Amphibien findet wohl noch totale Furchung statt, aber bei vielen, in höchstem Grade bei den Gymnophionen, ist die Dottermasse doch schon so groß, daß der Embryo zunächst flach auf dem Dotter ausgebreitet liegt und sich in ähnlicher Weise vom Dotter abschnürt, wie bei den Selachiern mit ihren dotterreichen Eiern. Immer bildet der Dotter aber eine mehr oder weniger plumpe Vortreibung der ventralen Körperwand. Ist die Dottermenge verhältnismäßig gering, so kann es vorkommen, daß der Embryo sich, wie z. B. bei Rana und Bombinator, zunächst über die dorsale Seite krümmt. Bei größerer Dottermenge finden wir aber immer eine Krümmung über die ventrale Seite. Die Vortreibung der ventralen Körperwand, welche durch die besonders starke Anhäufung der Dotterelemente im Entoderm bewirkt wird, pflegt man bereits bei den Amphibien Dottersack zu nennen, trotzdem dieser Dottersack bei vielen Amphibien nicht deutlich gegen den übrigen Embryonalkörper abgesetzt ist. Auch gelingt bei den Amphibien die Bewältigung des Dottersackes verhältnismäßig leicht, der Dotter wird verbraucht, und die Wandungen des Dottersackes, so weit man überhaupt von solchen sprechen kann, werden in die ventrale Darm- und Bauchwand aufgenommen. Uebrigens muß bemerkt werden, daß, wenn auch die Hauptmenge des Dotters in den Entodermzellen liegt, sich doch auch in den übrigen Zellen des Embryos, besonders in frühen Stadien, mehr oder weniger reichlich Dotterelemente finden und auch hier einer feineren Ausgestaltung der Form im Wege stehen.

Die Hemmungen, welche der Dotter einer glatten Formausgestaltung bereitet, werden natürlich bei den Geschöpfen mit meroblastischen Eiern, den Myxinoïden, Fischen, Reptilien und Vögeln, immer größer. Durch die Furchung wird nicht mehr das ganze Ei in Zellen zerlegt, nur aus einem Teile des Eies bildet sich der Embryo, der größte Teil des Eies erscheint als totes Nahrungsmaterial. Die Gastrula ist bei diesen dotterreichen Eiern vielfach kaum noch zu erkennen; der Keim, aus dem sich der Embryo entwickelt, liegt, aus mehreren Blättern von Zellen bestehend, flach ausgebreitet auf einer großen, unorganisierten Dotterkugel. Die Dotterkugel muß erst vom Keime umwachsen werden. Dabei macht der Teil des Keimes, der

als eigentlicher Embryo erscheint, vielfach nur einen kleinen Teil des Gesamtkeimes aus, und so ist man dazu gekommen, an solchen Keimen einen embryonalen und einen außerembryonalen Bezirk zu unterscheiden. Diese Unterscheidung ist nun freilich, streng genommen, nur bei jenen Eiern berechtigt, bei welchen schließlich nicht der ganze Keim zum Embryo wird. Trotzdem pflegt man sie auch bei den dotterreichen Eiern der Fische zu machen, bei denen noch der ganze Keim in den Embryo übergeht, denn bei den Fischen wird schließlich der ganze Dottersack in den embryonalen Körper aufgenommen, und seine Wand geht in die ventrale Leibeswand des Embryos auf. Ebenso spricht man bei den Reptilien und Vögeln von einem außerembryonalen Bezirk des Keimes, trotzdem nur ein Teil dieses Bezirkes dem Embryo fremd bleibt. Nur Amnion, Allantois und seröse Hülle werden abgestoßen, während der Dottersack auch hier in den definitiven Körper einbezogen wird. Nur bei den Säugern wird der ganze sog. außerembryonale Teil des Keimes zur Zeit der Geburt abgeworfen, nicht nur Amnion und Allantois, sondern auch der Dottersack, und somit würde eigentlich nur für die Säuger die Unterscheidung in einen embryonalen und außerembryonalen Teil des Keimes im strengen Sinne gelten. Der eigentliche Embryo hängt vielfach schon bei Fischen lange Zeit des embryonalen Lebens nur durch einen Stiel, den Dottersackstiel, mit dem den mächtigen Dotter umschließenden außerembryonalen Bezirk zusammen.

Die Art, wie die Hindernisse, welche ein sehr großer Dotter der Ausgestaltung des Embryos entgegenstellt, überwunden werden, wollen wir nun an einem Beispiel, dem Embryo des Vogels, noch etwas eingehender erörtern; man bezeichnet die wesentlichsten hier in Betracht kommenden Vorgänge gewöhnlich als eine Abschnürung des Embryos vom Dotter.

Der eigentliche Körper des Vogelembryo bildet sich dadurch, daß sich die ursprünglich flach ausgebreiteten Blätter des Keimes einfalten. Dieser Prozeß macht sich bei der Betrachtung von der Fläche durch eine Rinne kenntlich, welche den hellen Fruchthof gegen die eigentliche Embryonalanlage abgrenzt. Die Rinnenbildung beginnt im Kopfgebiet und setzt sich caudal fort, zuletzt wird auch das Schwanzgebiet abgegrenzt. Die so entstandene Rinne ist die Grenzrinne, ein einheitliches Gebilde, an dem man aber einen Kopfteil, zwei Seitenteile und den Schwanzteil unterscheiden mag.

Durch die Grenzrinne ist der kleine Teil des Keimes, der, wenn wir von dem erst sehr spät in den Körper aufgenommenen und dann ganz unbedeutenden Dottersack absehen, allein den Embryo aus sich hervorgehen läßt, wie durch einen rings geschlossenen Grenzgraben von dem viel größeren außerembryonalen Bezirk abgegrenzt, der die Eihäute und den Dottersack aus sich entstehen läßt.

In dem Gebiet der Grenzrinne besteht der Keim der Vögel um diese Zeit aus dem Ektoderm, dem Entoderm und dem zwischen diese beiden Blätter eingeschalteten Mesoderm. Das Mesoderm ist aber wieder in zwei Blätter gesondert; in ein parietales Blatt, welches sich dem Ektoblast, und in ein viscerales, welches sich dem Entoblast anschließt. Zwischen diesen beiden Mesoblastblättern liegt das Cölom. Auch das Cölom wird durch die einspringende Grenzrinne in ein embryonales

und in ein außerembryonales Cölom geschieden. Der Ektoblast und das parietale Blatt des Mesoblastes sind es, durch deren Einfaltung die Grenzrinne entsteht. Man kann an dieser Grenzrinne eine innere, dem embryonalen Bezirk und eine äußere, dem außerembryonalen Bezirk angehörige Wand unterscheiden. Die äußere Wand tritt mit der Amnionbildung in Beziehung, und wir lassen sie hier außer Betracht; die innere Wand, die, wie schon hervorgehoben, aus Ektoblast und dem parietalen dem Ektoblast eng anliegenden Mesoblast besteht, nennt man die Rumpfplatte, (Somatopleura). Man unterscheidet an dieser Rumpfplatte, entsprechend den Regionen der Grenzrinne, eine Kopf-, eine Schwanz- und 2 Seitenfalten, doch stehen diese Teile in unmittelbarem Zusammenhang. Die Seitenfalten der Rumpfplatten stehen zunächst annähernd senkrecht, dann nähern sie sich mit ihren medialen Teilen, sie bilden die Seitenwände und die ventrale Wand des Embryos. Auch von den Kopf- und von den Schwanzfalten der Rumpfplatten pflegt man gewöhnlich anzugeben, daß sie sich mit ihren unteren Enden, die Kopffalten caudalwärts, die Schwanzfalten cranialwärts, umschlügen und so den Kopf und Schwanz vom Dotter freimachten. Man muß sich diesen Vorgang jedoch nicht gerade wie das Zusammenschnüren eines Beutels vorstellen. Erstlich nämlich sind die Seitenfalten bei der Bildung der ventralen Körperwand stärker beteiligt als die Kopf- und Schwanzfalten, und so kommt eine mediane Rumpfnaht zustande, zweitens haben Kopf und Schwanz ein sehr beträchtliches Eigenwachstum. Ein entsprechender Vorgang, wie wir ihn eben an den Rumpfplatten sich abspielen sahen, tritt nun auch an den aus dem visceralen Mesoblast und dem Entoderm gebildeten Darmplatten ein, an denen man wie an den Rumpfplatten einen Kopfteil, einen Schwanzteil und die seitlichen Darmplatten unterscheiden kann. So entsteht mit Kopf und Schwanz eine Kopfdarmhöhle und eine Beckendarmhöhle. Wie sich Kopfdarm- und Beckendarmhöhle mit der Außenwelt in Verbindung setzen, ist an anderer Stelle zu erörtern, wo über die Bildung des Mundes und der Mundhöhle, sowie des Afters zu berichten sein wird. Zunächst sind Kopfdarmhöhle und Beckendarmhöhle nach außen abgeschlossen und haben nur je eine Oeffnung gegen den Dotter hin, die Kopfdarmhöhle die vordere Darmpforte, die Beckendarmhöhle die hintere Darmpforte. Dadurch, daß danach die seitlichen Darmfalten hervortreten, entsteht unter der Chorda dorsalis die Darmrinne, welche Kopf- und Beckendarmhöhle miteinander verbindet. Mit dem immer stärkeren Hervortreten der seitlichen Darmfalten wird die Darmrinne tiefer, und schließlich wird der Darm zum Rohre abgeschlossen. Nur an einer kleinen Stelle bleibt dieser Verschluß, wenigstens vorerst, aus, am Darmnabel. Durch den Darmnabel steht der Darm vermittelst des Dottersackstieles mit dem Dottersack in Verbindung. Der Embryo ist jetzt selbständig vom Dotter; in seiner Formausgestaltung wird er in keiner Weise mehr durch denselben behindert und kann sich doch durch die Blutgefäße des Dottersackes, weniger wohl durch den Verbindungsgang des Darmes mit dem Dottersack, den Ductus omphalo-entericus, des reichen Nahrungsmaterials bemächtigen, das im Dotter aufgespeichert ist. Der Säugetierembryo bildet sich in den Grundprinzipien ganz wie der Vogel- und Reptilienembryo. All die Vorgänge, welche bei Reptilien und Vögeln als darauf gerichtet zu verstehen sind, den Embryo vom Dotter frei zu machen, finden wir wieder, ohne daß doch, abgesehen von den Monotremen,

ein Dotter vorhanden ist. Es sind das Verhältnisse, die sich nicht anders erklären lassen, als daß die Vorfahren aller Säuger einst dotterreiche Eier hatten, und daß die Vorgänge, welche bei diesen Vorfahren nötig waren, um die Embryonen vom Dotter frei zu machen, sich nun auch auf ihre Nachkommen vererbten, trotzdem diese den Dotter verloren haben.

Als einen zweiten Punkt, der von Einfluß auf die Formausgestaltung des Embryos ist, hob ich dann die größere oder geringere Menge von eigentlichem Protoplasma hervor. Es ist das ein Punkt, auf den gewöhnlich die Aufmerksamkeit weniger gerichtet ist. Es kann jedoch keinem Zweifel unterliegen, daß eine dürftige Ausstattung des Eies mit Protoplasma die Entwickelung des Embryos sehr beeinträchtigt. Die Organanlagen bestehen dann nur aus wenigen Zellen, sie treten nicht ordentlich hervor, die ganzen Embryonen machen einen verklumpten, in ihrer Gliederung unübersichtlichen Eindruck. Um sich dies klar zu machen, vergleiche man nur einmal die Amphibienembryonen, welche sich aus kleinen Eiern entwickeln, wie Rana, Triton, Axolotl, mit solchen, die aus großen Eiern entstehen, besonders mit den Embryonen der Gymnophionen. Auch für die Petromyzontenembryonen hat die geringe Menge des im Ei ursprünglich vorhandenen Protoplasmas einen großen Einfluß auf die weitere Entwickelung; wie muß man sich mühen, um an ihnen überhaupt Formen zu erkennen. Besonders auffällig wird die Sache, wenn, wie das ja sowohl für die angeführten Amphibien, wie für die Petromyzonten gilt, die geringe Protoplasmamenge noch mit Dotter beladen ist.

Auf den Einfluß, welchen das Medium, in dem die Eier sich entwickeln, auf die Ausgestaltung der Embryonen hat, soll hier nur kurz hingewiesen werden, da diese Dinge in dem Kapitel über die Eihäute und die Placentation ausführlich erörtert werden müssen. Die einfachsten Verhältnisse liegen vor, wenn Eier mit einer mehr oder weniger durchlässigen Hülle in das Wasser abgelegt werden. Müssen die Eier sich, von Luft umgeben, entwickeln, so ist es notwendig, daß besondere Schutzvorrichtungen gegen mechanische Insulte und gegen das Eintrocknen getroffen werden; auch müssen besondere Organe für die Atmung entstehen. Ein Teil dieser Bildungen wird ja vom Muttertiere geliefert (z. B. die Kalkschale der Vogeleier), andere muß der Keim hervorbringen, ganz abgesehen davon, daß sich derselbe an die von der Mutter gelieferten Schutzorgane besonders anpassen muß. Die Schutzeinrichtungen sowohl, wie die besonderen Organe für die Atmung werden früh gebraucht und dementsprechend fällt ihr Auftreten in ganz frühe Stadien der Embryonalentwickelung und beeinflußt die Formausgestaltung dieser Stadien ganz außerordentlich. Am deutlichsten ist das bei den Keimen der Säuger zu verfolgen. Hier wirken dreierlei besondere Einflüsse zusammen auf die erste Entwickelung ein. Erstlich haben die Säugerkeime die Anpassungen an dotterreiche, von harten Schalen umschlossene Eier, die sich, von Luft umgeben, entwickeln mußten, von ihren Vorfahren geerbt; der im Säugerstamme auftretende Dotterschwund rief dann eine Reihe weiterer tiefgreifender Veränderungen in den ersten Entwickelungsstadien hervor und schließlich mußten mannigfache Anpassungen an die besonderen

und mannigfaltigen Verhältnisse des intrauterinen Daseins erworben werden. So kommt es, daß gerade die jüngsten Embryonalstadien der Säuger untereinander vielfach sehr unähnlich sind. Natürlich weichen sie noch mehr von den entsprechenden Stadien anderer Amnioten ab. Etwas ältere Stadien erscheinen sowohl im Kreise der Säuger, als mit entsprechenden Stadien von Amnioten verglichen, einander viel ähnlicher, und man kann geradezu drei Perioden unterscheiden. Zunächst eine Konvergenzperiode, während der sich die einzelnen Säuger untereinander und sogar den Embryonen der anderen Amnioten in ihrer äußeren Gestalt mehr und mehr nähern. Zweitens kann man die Periode der größten Aehnlichkeit hervorheben: in ihr tritt der allgemeine Typus des Säugers (resp. des Amnioten) am stärksten hervor. In der dritten Periode, der Periode der Divergenz, werden die Embryonen der verschiedenen Säuger und Amnioten wieder unähnlicher untereinander, indem sie mehr und mehr die besonderen Formen ihrer Gattung und Art annehmen.

Die Belege für diese Ausführungen ergeben sich ohne weiteres aus den Schilderungen, welche ich von der Entwickelung der einzelnen Säuger gegeben habe; besonders lehrreich ist die Vergleichung von Säugerembryonenreihen mit ausgesprochener Inversion der Keimblätter mit solchen, welche diese Erscheinung nicht zeigen.

Der Einfluß, den die frühere oder spätere Anlage der einzelnen Organe auf die Formausgestaltung des Gesamtembryos hat, ist in vielen Fällen deutlich nachzuweisen. Die Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe verschiedener Wirbeltierembryonen zu verschiedenen Zeiten der Entwickelung wird in einem besonderen Kapitel dieses Handbuches behandelt werden. Hier hebe ich nur hervor, daß die Organe, welche im späteren Leben berufen sind, eine besondere Rolle zu spielen, sich auch besonders früh und kräftig anzulegen pflegen; daß dagegen jene Organe, welche später von untergeordneter Bedeutung sind oder ganz rudimentär und funktionslos bleiben, sich verzögert und kleiner anlegen. Ich erinnere in diesem Sinne an die ganz charakteristische Physiognomie, welche die starke Entwickelung der Augen und des Mittelhirnes den Reptilien und Vogelembryonen aufprägt, und wie man bei ihnen in dieser Hinsicht wieder viele Abstufungen erkennen kann.

Man vergleiche die Entwickelung von Formen mit gut ausgebildeten und mit rudimentären Extremitäten, z. B. Lacerta agilis mit Anguis fragilis; die Entwickelung von Cetaceen und Chiropteren. Die verschiedene Entwickelung des Herzens, der Leber und der Urniere kann den Embryonen besonderes Gepräge aufdrücken; so sieht der Rumpf bei den Embryonen derjenigen Säuger, bei denen die Urniere sich mächtig entwickelt (z. B. Schwein), ganz anders aus als bei solchen mit geringer Ausbildung der Urniere (z. B. Maus, Ratte, Mensch).

Ich will die Beispiele nicht unnötig häufen, aber es doch nicht versäumen, ausdrücklich auf den großen Einfluß hinzuweisen, den die stärkere oder schwächere Ausbildung und die frühere oder spätere Anlage des Gehirnes auf die Form der Embryonen der verschiedenen Geschöpfe hat. Wir haben gesehen, wie bedeutend das von der Ge-

hirnentwickelung abhängige Auftreten und die verschieden starke Ausbildung von Scheitel- und Nackenbeuge die embryonalen Formen beeinflußt.

Als wesentlichsten Faktor für die Formausgestaltung bei den Embryonen in der Wirbeltierreihe müssen wir schließlich auch die Vererbung ansprechen. Wir sind uns dabei klar, daß wir die Vorgänge der Vererbung in keiner Weise mechanisch-physikalisch analysieren können, aber das ändert an der Thatsache der Vererbung nichts, diese ist über jeden Zweifel erhaben. Wir sehen nun, daß die Embryonen der gleichen Art, von für uns hier unbedeutenden Variationen abgesehen, einander gleich sind, daß die Embryonen nahe verwandter Tiere einander sehr ähnlich sind und daß, je ferner die Tiere einander stehen, desto größer auch die Unterschiede zwischen den Embryonen werden. Freilich giebt es für gewisse Tiere oder, besser gesagt, für bestimmte Embryonalstadien mancher Tiere Ausnahmen. So sind die jungen Nagerembryonen mit ausgesprochener Inversion der Keimblätter den entsprechenden Stadien von Embryonen nahe verwandter Nager ohne diese Inversion auf den ersten Blick sehr unähnlich. Doch diese Ausnahme erweist sich als nur scheinbar. Erstens zeigt sich bei sorgfältiger Untersuchung, daß die so ins Auge fallenden Unterschiede doch mehr äußerliche sind. Zweitens erkennen wir leicht, daß sie durch ganz besondere äußere Verhältnisse, etwa durch die Art, wie das Ei sich im Uterus festsetzt, veranlaßt werden.

In späteren Stadien der Embryonalentwickelung, wenn der besondere Einfluß dieser Verhältnisse mehr und mehr eliminiert wird, werden, wie bereits an anderer Stelle hervorgehoben, die Embryonen solcher einander nahe verwandter Tiere wieder ähnlich, um dann mit dem Hervortreten der besonderen Artencharaktere, zu divergieren. Noch durchsichtiger liegen die Verhältnisse bei den Anuren. Junge Embryonen von Rana sehen solchen von Alytes oder Phyllomedusa sehr unähnlich. Man kann aber leicht nachweisen, daß es im wesentlichen die größere oder geringere Dottermenge ist, welche diese auffallende Unähnlichkeit bedingt.

Mit dem Schwinden des Dotters tritt zwischen Ranaembryonen einerseits und den Embryonen von Alytes und Phyllomedusa eine Konvergenz in der äußeren Form ein. Gerade solche Entwickelungsreihen zeigen uns auch, daß es noch nicht möglich ist, die embryonalen Formen rein mechanisch abzuleiten. Die grob mechanischen Verhältnisse liegen hier bei nahe verwandten Tieren sicher ganz verschieden, und trotzdem wird auf dem äußeren Anscheine nach sehr verschiedenen Wegen in verhältnismäßig kurzer Zeit annähernd das gleiche Ziel erreicht.

Die Aehnlichkeiten und Uebereinstimmungen bei Wirbeltierembryonen sind, soweit der betreffende Modus der Entwickelung nicht an sich notwendig ist, um ein bestimmtes Resultat zu erreichen, meiner Ueberzeugung nach auf Vererbungsvorgänge, also auf Verwandtschaft zurückzuführen. Darum braucht man freilich nicht anzunehmen, daß die Embryonen der Wirbeltiere Vorfahrenstadien wiederholen. Ob das bei Wirbellosen, z. B. bei den Krustern, der Fall ist, welche Fr. Müller in seinem berühmten Buche „Für Darwin" (1864) im Auge

hatte, lasse ich dahingestellt. Bei den Wirbeltieren liegen die Dinge jedenfalls anders, und je höher man in ihrer Reihe aufwärts steigt, desto weniger ist es möglich, von einer Geltung des biogenetischen Grundgesetzes zu sprechen. Doch führe ich diese Betrachtungen hier nicht weiter aus, da im 10. Kapitel des dritten Bandes R. Hertwig das biogenetische Grundgesetz eingehend besprechen wird.

Ich betone hier nur, daß ich mich zwar mit den Ausführungen von O. Hertwig (A. L. II, 1898) über diese Frage im wesentlichen einverstanden erklären kann, daß aber meiner Meinung nach das biogenetische Grundgesetz durch dieselben aufgehoben ist.

Litteratur zu Kapitel 6,

soweit dieselbe nicht in der allgemeinen Litteraturübersicht aufgeführt ist.

Assheton, Richard. *The segmentation of the ovum of the sheep with observations on the hypothesis of a hypoblastic origin for the trophoblast. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. No. 162. Vol. XLI.* ***1898.***

-- *The development of the pig during the first ten days. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. No. 163. Vol. XLI.* ***1898.***

van Beneden, Ed. *Recherches sur les premiers stades du développement du Murin (Vespertilio murinus). Anat. Anz. Bd. XVI.* ***1899.***

Blanchard. *Observations sur le système dentaire chez les oiseaux. Compt. rend. T. L.* ***1860.***

Bonnet. *Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anat. Hefte.* ***1899*** *u.* ***1901.***

Born, G. *Eine frei hervorragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von Anguis fragilis. Zool. Anz. Bd. VII.* ***1883.***

Braun, M. *Entwickelungsvorgänge am Schwanzende bei einigen Säugetieren mit Berücksichtigung der Verhältnisse beim Menschen. Arch. Anat. u. Phys.* ***1882.***

Budgett, J. S. *On the Breeding-habits of some West-African Fishes, with an Account of the External Features in Development of Protopterus annectens, and a Description of the Larva of Polypterus lapradei. Trans. Zool. Soc. London. Vol. XVI.* ***1901.***

Fischel, A. *Ueber Variabilität und Wachstum des embryonalen Körpers. Morpholog. Jahrb. Bd. XXIV.* ***1896.***

Fraisse. *Ueber Zähne bei Vögeln. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg.* ***1880.***

Geoffroy St. Hilaire, *in: Cuvier, Analyse de travaux de l'Académie des sciences pendant l'année* ***1821.***

Grassi, B. *The reproduction and metamorphosis of common eel (Anguilla vulgaris). Quart. Journ. micr. Sc. N. S. No. 155. Vol. XXXIX.* ***1896.***

Guldberg, G. *Neue Untersuchungen über die Rudimente von Hinterflossen und die Milchdrüsenanlage bei jungen Delphinembryonen. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVI.* ***1899.***

Henneberg, Bruno. *Die erste Entwickelung der Mammarorgane bei der Ratte. Anat. Hefte. Heft 41.* ***1899.***

Hertwig, O. *Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwickelungsgeschichte. IV. Ueber einige durch Centrifugalkraft in der Entwickelung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Arch. mikr. Anat. Bd. LIII.* ***1898.***

Hill, Jasp. P. *On the foetal membranes, placentation and parturition of the native cat (Dasyurus viverrinus). Anat. Anz. Bd. XVIII.* ***1900.***

Hill, Jasp. P., *and* **Martin, C. J.** *On a Platypus embryo from the intrauterine egg. Proc. Linnean Soc. New South Wales. Vol. X.* ***1894.***

His, W. *Bedeutung der Entwickelungsgeschichte für die organische Natur. Leipzig, Vogel.* ***1870.***

His, W. *Untersuchungen über die Entwickelung der Knochenfische, besonders über diejenige des Salmens. Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. I.* **1876.**

Hubrecht, A. A. W. *Spolia nemoris. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXVI.* **1894.**

— *Die Keimblase von Tarsius. Ein Hilfsmittel zur schärferen Definition gewisser Säugetierordnungen. Festschr. f. Gegenbaur. Bd. II.* **1898.**

Keibel, F. *Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern Meerschweinchen und Kaninchen). Arch. Anat. u. Phys.* **1889.**

— *Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes (Oberlippe) bei Vertebraten. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**

— *Zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. Arch. Anat. u. Phys.* **1896.**

— *Frühe Entwickelungsstadien des Rehes und die Gastrulation der Säuger. Verh. Anat. Ges.* **1901.** *(Anat. Anz. Suppl.-Bd. 1901.)*

Kerr, J. Graham. *The development of Lepidosiren paradoxa, Part II. With a note upon the corresponding stages in the development of Protopterus annectens. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XLV.* **1901.**

Kohlbrugge, J. H. F. *Bijdragen tot de natuurlijke Geschiedenis van Menschen en Dieren. VI. Schwanzbildung und Steifsdrüse des Menschen und das Gesetz der Rückschlagsvererbung. Natuurkundig Tijdschrift vor Nederlandsch Indie. Deel LVII.* **1897.**

v. Kupffer, C. *Das Ei von Arvicola arvalis und die vermeintliche Umkehr der Keimblätter an demselben. Sitz.-Ber. math.-physik. Kl. Akad. Wiss. München.* **1882.**

— *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes. H. 1. Die Entwickelung des Kopfes von Acipenser sturio an Medianschnitten untersucht. München und Leipzig, J. F. Lehmann,* **1893.**

— *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. H. 2. Die Entwickelung des Kopfes von Petromyzon Planeri. München u. Leipzig* **1894.**

Lankester, E. Ray. *Contributions to the knowledge of Amphioxus lanceolatus Yarrell. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXIX. 5 Taf.* **1889.**

Lankester, E. Ray and **Willey, Arthur.** *The development of the atrial chamber of Amphioxus. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXXI. p. 445—466. 4 Taf.*

Leboucq. *De menschelijke Staart. Eene bijdrage tot de kennis der dedooze organen. Natura Maandschrift voor Natuurwetenschappen, uitgegeven door het natuurwetenschappelijk Genootschap van Gent. Dirde jarzgang.* **1885.**

Mach. *Ueber das Prinzip der Vergleichung in der Physik. Rede auf dem Wiener Naturforschertag.* **1894.**

Mall, O. *Development of the human Coelom. Journ. Morph. Bost. Vol. XII.* **1897.**

Mitsukuri, K. *Contributions to the Embryology of Reptilia. V. On the fate of the blastopore, the relations of the primitivstreak and the formation of the posterior end of the embryo in Chelonia, together with remarks on the nature of meroblastic ova in Vertebrates. Journ. of the College of Sc. Imper. University Japan. Vol. X.* **1896.**

Müller, Fr. *Für Darwin.* **1864.**

Nassonow, N. *Ueber das Operculum der Embryonen des Struthio camelus L. Zool. Anz. Jg. 18. No. 492.* **1895.**

Olshausen und **Veit.** *Lehrbuch der Geburtshilfe. Bonn* **1899.**

Parker, W. K. *On the structure and development of the skull of the Batrachia. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CLXVI. Part 2.* **1876.**

Rabl, Carl. *Theorie des Mesoderms. Vorwort z. Bd. I. Leipzig* **1896.**

Rodenacker, G. *Ueber den Säugetierschwanz mit besonderer Berücksichtigung der caudalen Anhänge des Menschen. Freiburger Diss.* **1898.**

Ryder, John, A. *On certain features of the development of the salmon. Proc. U. S. Nat. Museum. Vol. VIII.* **1885.**

Samassa, P. *Studien über den Einfluſs des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. IV. Amphioxus. Arch. Entwickel.-Mech. Bd. VII.* **1898.**

Schauinsland. *Entwickelung von Xenopus capensis. Verh. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte. 63. Vers. zu Bremen.* **1890.** *Leipzig 1891.*

Schultze, O. *Ueber embryonale und bleibende Segmentierung. Verh. Anat. Ges.* **1896.**

Scott, W. B, and **Osborn, Henry F.** *On the early developpment of the common newt. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XIX.* **1879.**

Selenka, E. *Keimblätter und Gastrulaform der Maus. Biolog. Centralbl. Bd. II. No. 18.* **1882.**

Selenka, E. *Studien über Entwickelungsgeschichte der Tiere. Heft 8. Menschenaffen. Wiesbaden* **1900.**

Spitzer, H. *Beiträge zur Descendenztheorie und zur Methodologie der Naturwissenschaft. Leipzig* **1886.**

Steinbach, Erwin. *Die Zahl der Caudalwirbel des Menschen. Inaug.-Diss. Berlin,* **1889.**

Turner. *The forms and proportion of a foetal Indian elephant. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XV.* **1881.**

Waldeyer, W. *Die Caudalanhänge d. Menschen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin* **1896.**

Weber, M. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelung des Genus Manis. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ostindien. Bd. II.* **1891.**

Wilson, E. B. *Amphioxus and the Mosaiktheorie of development. Journ. Morph. Bost. Vol. VIII.* **1893.**

Zehnder, L. *Die Entstehung des Lebens. I. Teil.* **1899.**

Zeller, E. *Ueber die Fortpflanzung von Proteus anguineus und seine Larve. Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg.* **1889.**

Ziegler, H. E. und Fr. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* **1892.**

Siebentes Kapitel.

Die Entwickelung der Eihäute der Reptilien und der Vögel.

Von

Prof. Dr. **H. Schauinsland** *).

Bei den niederen Wirbeltieren, den Fischen und Amphibien, die ihr Leben dauernd im Wasser zubringen oder deren Entwickelung wenigstens fast ausschließlich in diesem Medium sich abspielt, finden wir nur ein einziges embryonales Anhangsorgan, den Dottersack, welcher je nach der Menge des dem Embryo als Nährmaterial im Ei mitgegebenen Dotters von recht verschiedener Größe sein kann.

Was den Bau dieses Organes — z. B. bei den Fischen — anbelangt, so beteiligen sich an der Zusammensetzung der Wand des den Dotter einschließenden Sackes sämtliche Keimblätter, welche auch beim Aufbau des Embryo thätig sind. Von außen wird der Sack bekleidet vom äußeren Keimblatte, entsprechend der Epidermis des Embryo, und dem Dotter zunächst liegt das innere Keimblatt. Zwischen beide erstreckt sich das Mittelblatt hinein und zwar ist dasselbe in späteren Stadien stets getrennt in seine parietale und seine viscerale Lamelle. Die Leibeshöhle des Embryo nämlich breitet sich auch auf den ganzen Dottersack hin als außerembryonale Leibeshöhle (Keimblasencölom, Exocölom, Höhle des Blastoderm) aus, und es ist somit klar, daß der Dottersack eigentlich einen Doppelsack darstellt. Der äußere Teil desselben wird von dem äußeren Keimblatte und dem Hautfaserblatte des Mittelblattes gebildet; er steht in unmittelbarer Verbindung mit der Rumpfwand des Embryo, und man kann ihn als Hautdottersack bezeichnen. Der innere, von dem vorigen durch das Exocölom getrennt, wird zusammengesetzt vom Darmfaserblatte und dem inneren Keimblatte; er geht unmittelbar über in den embryonalen Darm, eine gewaltige, gegen das Ende der Entwickelung wegen der Resorption des Dotters sich aber immer mehr verkleinernde, bruchsackartige Ausstülpung desselben darstellend, und läßt sich als Darmdottersack von dem vorigen unterscheiden. Geht die Abschnürung des Embryo vom Dottersacke so weit, daß er mit ihm nur noch durch einen Stiel zusammenhängt, so kann man

*) Die Abbildungen sind sämtlich, soweit es nicht besonders angegeben ist, nach Originalpräparaten gezeichnet.

auch an diesem wieder einen Unterschied zwischen Hautstiel und Darmstiel machen und bezeichnet dann den letzteren meistens als Dottergang (Ductus vitello-intestinalis); die Stelle aber, an welcher die Bauchwand in den Hautstiel übergeht und die gleichzeitig auch die Grenze zwischen der embryonalen und der außerembryonalen Leibeshöhle bildet, führt die Benennung Hautnabel, während die Ansatzstelle des Dotterganges an das Darmrohr des Embryo Darmnabel heißt.

Bei allen höheren Vertebraten, die ja ihre Eier nicht in das Wasser ablegen, werden Teile des außerembryonalen Blastoderm, welche bei den Fischen nur zum Dottersack verwendet wurden, zur Bildung zweier weiteren, als Eihüllen funktionierenden Embryonalgebilden, nämlich des Amnion und der serösen Hülle, benutzt. Durch den Besitz dieser beiden Organe, welche zunächst hauptsächlich nur für den Schutz des Embryo berechnet sind, unterscheiden sich die höheren Wirbeltiere, die Reptilien, Vögel und Säugetiere scharf von den niederen; man stellt sie daher auch als Amniota den Fischen und Amphibien, den Anamnia, gegenüber. Gleichzeitig tritt bei den Amnioten dann noch die Allantois auf, welche ursprünglich nur ein Harnreservoir des Embryo darstellt, später jedoch für die Atmung desselben von größter Wichtigkeit wird. Wir haben somit nunmehr vier embryonale Anhangsorgane zu unterscheiden: das Amnion, die seröse Hülle, die Allantois und den Dottersack. Wenngleich einige derselben bei den höchsten Vertebraten, den Mammalien, einen abweichenden und oft auch viel zusammengesetzteren Bau aufweisen, so sind sie dennoch alle bei den Sauropsiden nicht nur bereits angelegt, sondern auch schon derart entwickelt, daß sich die komplizierteren Formen davon direkt ableiten lassen.

Es dürfte zweckmäßig sein, sich vor einer näheren Betrachtung der Eihäute einige Vorgänge bei der Bildung derselben erst in schematischer Weise klar zu machen, und dazu mögen die nebenstehenden Figg. 82—85 dienen. Aus diesen ersieht man, wie sich vorn und hinten, rechts und links vom Embryo aus demjenigen Teile des außerembryonalen Blastoderm, welcher dem Hautdottersack der Fische entspricht, Falten erheben (Fig. 82—83). Indem dieselben sich vergrößern und einander entgegenwachsen, gelangen sie endlich oberhalb des Rückens des Embryo zum Verschluß, so daß dieser nunmehr von einem richtigen Sacke — dem Amnion — eingehüllt erscheint (Fig. 84).

Der Vorgang des Entgegenwachsens, der Nahtbildung, des Verschlusses und endlich des mehr oder weniger vollständigen Abschnürens der ursprünglichen Amnionfalten ist dabei ein ganz ähnlicher wie jener, durch den auch sonst allseitig geschlossene röhren- oder bläschenförmige Organe (wie z. B. das Nervenrohr) aus ursprünglichen Epithelfalten hervorgehen. Auch bei der Amnionbildung ist eine Doppelfalte, aus einer äußeren und einer inneren Lamelle zusammengesetzt, vorhanden, und es ist daher klar, daß bei dem Umwachsen und Abschnüren derselben neben dem Amnionsacke (aus der inneren Falte) noch eine äußere Hülle (aus der äußeren Falte) entstehen muß; es ist dieses die seröse Hülle (Fig. 84), welche wiederum ihrerseits das Amnion einschließt und sich über dasselbe erstreckt, gleichwie das Hornblatt über das geschlossene und von ihm abgetrennte Medullarrohr hinzieht.

Es wurde schon bemerkt, daß die Partie des Blastoderm, welche sich zu den das Amnion und die seröse Hülle bildenden Falten erhebt, ursprünglich eigentlich nur ein Teil des Hautdottersackes ist; damit ist auch bereits gesagt, daß die Falten demnach aus dem äußeren Keimblatte und der parietalen Lamelle des Mittelblattes bestehen, und diese beiden Blätter sind es auch, welche im ausgebildeten Zustande sowohl das Amnion als auch die seröse Hülle zusammensetzen. Aus dem Faltungsprozeß ergiebt es sich aber auch, daß die Keimblätter an den beiden Organen in umgekehrter Reihenfolge angeordnet sind. Während das Ektoblast an der serösen Hülle die äußere Oberfläche derselben darstellt, kommt es bei der Amnionblase an der inneren Wand derselben zu liegen (Fig. 83, 84). Das Mesoblast

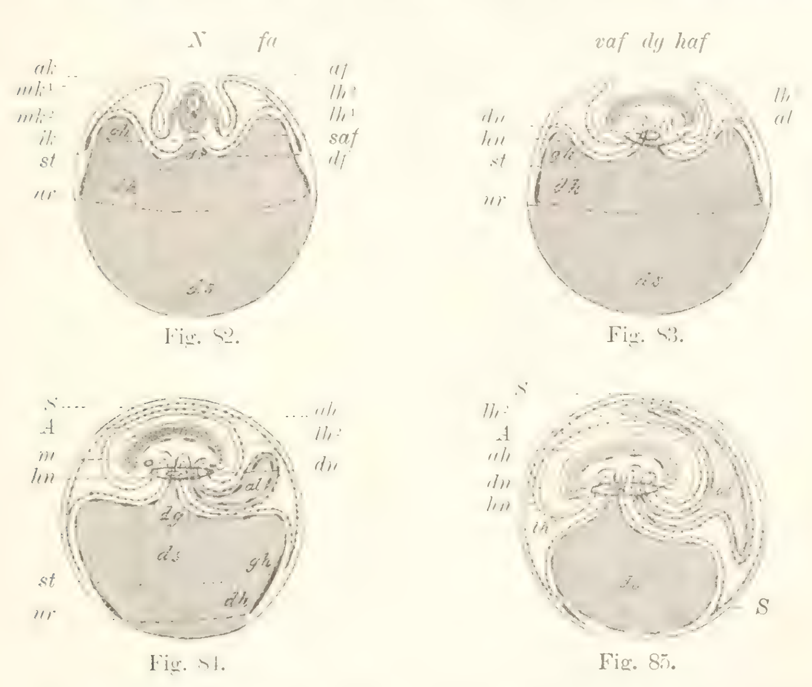


Fig. 82. Fig. 83. Fig. 84. Fig. 85.

Fig. 82—85. Schematische Quer- und Längsschnitte durch verschieden lang bebrütete Hühnereier mit geringfügigen Veränderungen aus O. HERTWIG, Elemente der Entwickelungslehre der Wirbeltiere, Jena 1900, entnommen. Das äußere Keimblatt ist durch eine glatte, das innere durch eine gestrichelte, das mittlere durch eine punktierte Linie dargestellt. Der Embryo selbst ist punktiert. Der im Verhältnis viel zu kleine Dottersack schraffiert. — Fig. 82 und 83. Quer- und Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei mit weit entwickelten Amnionfalten vom 3. Tage der Bebrütung. — Fig. 84. Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei mit geschlossenem Amnionsack, seröser Hülle, Allantois und Dottersack, vom Anfang des 5. Brüttages. — Fig. 85. Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei vom 7. Brüttage.

ak äußeres Keimblatt. *ik* inneres Keimblatt. *mk* mittleres Keimblatt. mk^1 parietale, mk^2 viscerale Lamelle desselben. *lh* Leibeshöhle. lh^1 embryonaler Teil, lh^2 außerembryonaler Teil derselben (Leibeshöhle des Blastoderms, Keimblasencölom). *A* Amnion. *ah* Amnionhöhle. *af* Amnionfalten. *vah* vordere, *saf* seitliche, *haf* hintere Amnionfalte. *fa* falsches Amnion C. FR. WOLFF (= Kappe, v. BÄR). *S* seröse Hülle. *al* Allantois. *dr* Darmrinne. *df* Darmfalten. *dg* Dottergang. *dn* Darmnabel. *hn* Hautnabel. *ds* Dottersack. *gh* Gefäßhof. *st* Sinus terminalis, Randvene, äußere Begrenzung des Gefäßhofes. *dh* Dotterhof. *ur* Umwachsungsrand, Grenze der den Dotter umwachsenden Keimblätter. *N* Nervenrohr.

wiederum bildet die äußere Begrenzung des Amnion und die innere Lage der serösen Hülle. Das mittlere Keimblatt liegt demnach an diesen beiden Eihüllen einander gegenüber und wird nur durch eine Aussackung der außerembryonalen Leibeshöhle getrennt.

Das Verhältnis der letzteren, ihr Zusammenhang mit dem Cölom des Embryo (Fig. 82) und ihre allmähliche Vergrößerung erhellt ebenfalls aus den Abbildungen.

Man sieht dort auch, wie die Allantois — ursprünglich eine kleine Grube in der Region des Enddarmes darstellend (Fig. 83) — später zu einer dünnwandigen Blase anschwillt, welche in die Leibeshöhle hineinwächst und bald durch den Hautnabel auch in den außerembryonalen Teil derselben gelangt, wo sie sich immer mehr und mehr zwischen Amnion der serösen Hülle und dem Dottersacke ausbreitet (Fig. 84 und 85). Entsprechend ihrer Entstehung setzt sie sich aus dem inneren Keimblatte zusammen, das nach außen — der Leibeshöhle zugewendet — noch mit einer Lage Mesoblast und zwar der visceralen Lamelle desselben, umgeben ist.

Der Dottersack wird zunächst nur vom äußeren und inneren Keimblatte umwachsen, bald jedoch schiebt sich zwischen diese das Mittelblatt hinein (Fig. 82), welches durch die Ausdehnung der Leibeshöhle auch auf die außerembryonalen Teile des Blastoderm in seine beiden Blätter, das parietale und viscerale, zerlegt wird; in letzterem entwickeln sich die Gefäße, welche sich über den Dotter hin ausbreiten, und von diesem Zeitpunkte an kann man auf dem Dottersacke einen Gefäßhof von einem Dotterhofe unterscheiden (Fig. 82, 83, 84 *gh* und *dh*). Während jener dicht am Embryo anfängt und distalwärts von einem peripheren Randgefäße (*st*) begrenzt wird, erstreckt sich dieser, von hier beginnend, bis zum Umwachsungsrande; er bezeichnet also den zwar vom äußeren und inneren Keimblatte umwachsenen, aber noch gefäßfreien Teil des Dotters.

Der Umwachsungsprozeß schreitet nun weiter fort (Fig. 84), bis der Dotter völlig vom Ekto- und Entoblast eingehüllt ist (Fig. 85). Der Gefäßhof breitet sich demgemäß ebenfalls weiter aus und bedeckt schließlich den ganzen Dottersack; von diesem Augenblicke an kann dann von einem Dotterhofe nicht mehr gesprochen werden. Da das Vordringen der außerembryonalen Leibeshöhle hiermit gleichen Schritt hält und die Trennung des Mittelblattes in seine beiden Lamellen stetig zunimmt, so setzt sich gegen das Ende der Entwickelung die Wand des Dottersackes, welche anfangs, wenn auch nur eine kurze Zeit hindurch, aus allen Keimblättern bestand, nun allein aus dem inneren und dem visceralen Mittelblatte zusammen. Es ergiebt sich daraus, daß der Dottersack jetzt ein richtiger Darmdottersack geworden ist, der mit seinem Stiele — dem Dottergang — am Darmnabel (*dn* Fig. 83—85) direkt mit dem Darme des Embryo in Verbindung steht.

Der durch die Leibeshöhle abgetrennte äußere Teil des Dottersackes, welcher aus dem äußeren Keimblatte und dem parietalen Mittelblatte besteht und der dem Hautdottersacke der Fische entspricht, ist dagegen schließlich völlig zur Bildung der beiden Embryonalhüllen, des Amnion und der serösen Hülle, aufgebraucht.

Gemäß ihrer ursprünglichen Herkunft steht die Amnionblase mit der Leibeswand des Embryo durch den Hautnabel in Ver-

bindung. Derselbe — auf den Abbildungen durch einen schwarzen Ring angedeutet (*hn* Fig. 83—85) — zeigt auch die Stelle an, an welcher die embryonale in die außerembryonale Leibeshöhle übergeht, während der Stiel des Dottersackes durch ihn hindurchtritt.

Das zweite sich aus dem Hautdottersacke bildende Organ, die seröse Hülle, entsteht, wie oben geschildert, aus der äußeren Amnionfalte; nach Schluß derselben findet ihre Vergrößerung aber eigentlich nicht mehr durch direktes Wachstum statt, sondern nur durch eine Abspaltung; ihre Ausbreitung steht nämlich in Uebereinstimmung mit dem Vordringen des außerembryonalen Cöloms. Je mehr durch dieses die Wand des Dottersackes in eine innere und eine äußere Schicht zerlegt wird, desto umfangreicher als gesonderte Bildung wird auch die seröse Hülle, die ja mit dieser äußeren Schicht — dem Hautdottersacke — gleichbedeutend ist. Die Hülle erstreckt sich also immer gerade genau ebensoweit, wie die äußerste periphere Grenze des Cölom oder, was fast dasselbe ist, des Gefäßhofes. Hat letzterer gegen Ende der Entwickelung den Dotter völlig umwachsen, so umgiebt auch die seröse Hülle das gesamte Ei in einer ununterbrochenen Schicht (Fig. 85) und schließt es nach außen vollständig ab.

Nach dieser allgemeinen Orientierung wenden wir uns einer näheren Betrachtung der einzelnen Eihüllen zu. Wenngleich es nicht zu bestreiten ist, daß im Verlaufe der Entstehung derselben Verschiedenheiten nicht nur zwischen Reptilien und Vögeln, sondern auch zwischen einzelnen Species derselben sich bemerkbar machen, so weist doch der ganze Entwickelungsgang so große Uebereinstimmung auf, daß es zweckmäßig ist, die beiden Klassen zusammen zu betrachten und nur auf größere Abweichungen aufmerksam zu machen.

Amnion und seröse Hülle.

Wahrscheinlich bei allen Amnioten, in besonders guter Ausbildung aber bei den Sauropsiden, findet sich in gewissen frühen Entwickelungsstadien vor dem vorderen Rande der Embryonalanlage eine Region des Blastoderms, in die sich das mittlere Keimblatt, welches sich an anderen Stellen bereits weit über den Dottersack ausgebreitet hat, noch nicht hinein erstreckt (Strahl, 1882—1884, C. K. Hoffmann, 1884, Van Beneden, 1884 u. a.; Fig. 86, 90, 91, 92, 93). Erst allmählich dringt auch hier das Mittelblatt vor, und zwar geschieht das meistens derart, daß seine vorderen und seitlichen Partien den hinteren und medianen, mit dem Embryo in Verbindung stehenden Teilen etwas vorauseilen (s. die eben genannten Abbildungen) und demgemäß sich auch früher miteinander vereinigen als jene. Die sich dabei einander nähernden „Mesodermhörner“ (Fig. 86) oder „Flügel“ (Fig. 91, 93 u. a.) umgeben somit eine nur aus dem äußeren und inneren Keimblatte zusammengesetzte Blastodermzone, welche man meistens mit dem von Van Beneden eingeführten Ausdrucke Proamnion bezeichnet. Diese ist zugleich die Stelle, über welche der in Bildung begriffene Kopf des Embryo herüberwächst, indem die nach hinten sich ausdehnende Grenzrinne ihn von der Keimhaut abhebt (Fig. 90). Bald darauf findet eine Einsenkung des Kopfes in die darunter liegenden mesodermfreien Partien — das Proamnion — statt (Fig. 91) und gleichzeitig damit erhebt sich vorn

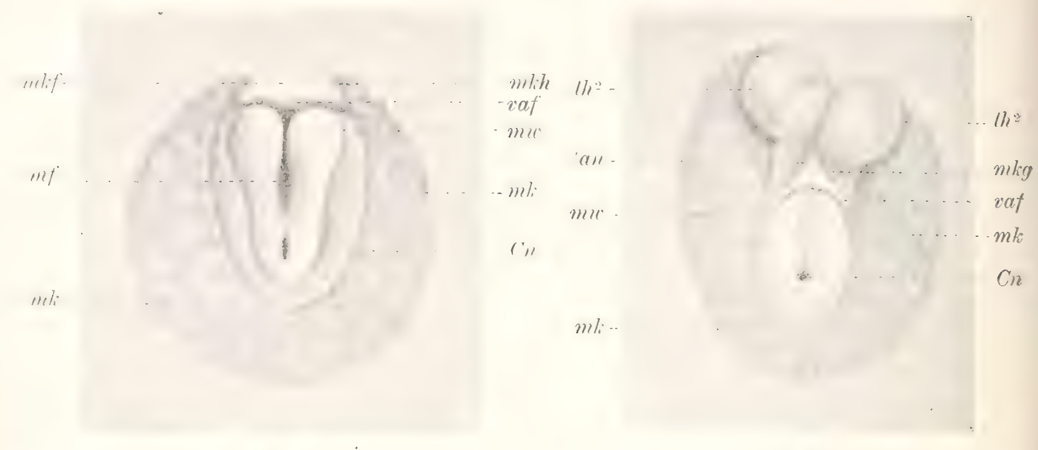


Fig. 86. Fig. 87.

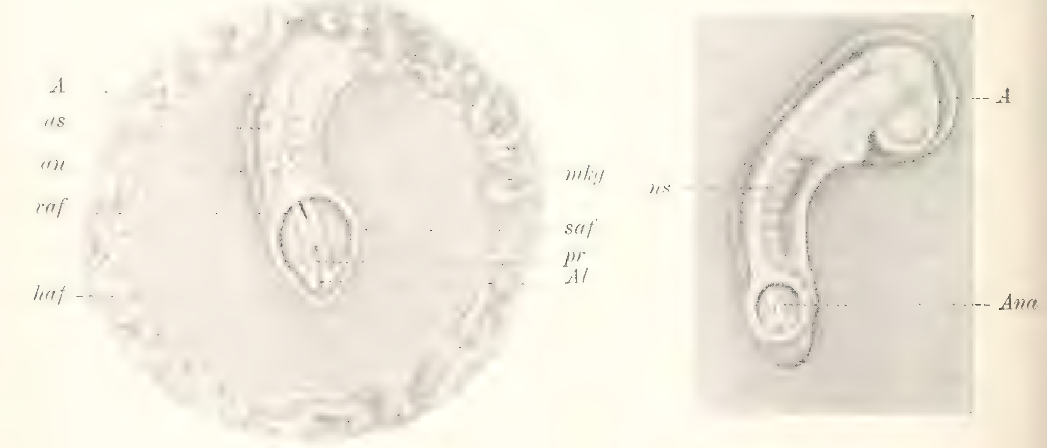


Fig. 88. Fig. 89.

Fig. 86—89. Vier Embryonalstadien von *Lacerta muralis*. — Fig. 86. Die Mesodermhörner (*mkh*) umfassen einen noch vom mittleren Keimblatt freien Teil des Blastoderms (Proamnion) *mkf*; in diesem erhebt sich vor der bereits nach unten in den Dotter hinein umgebogenen Kopfanlage die noch niedrige vordere Amnionfalte *vaf*. — Fig. 86. Die Mesodermhörner haben sich vereinigt; der vordere Teil des Embryos liegt jetzt unterhalb des Blastoderms. Die außerembryonale Leibeshöhle ist in Gestalt von 2 ballonförmigen Säcken aufgetreten, die in der Mitte sich noch nicht vereinigt haben. Die Grenzen des in das Amnion hineindringenden mittleren Keimblattes sind erkennbar (*mkg*). — Fig. 87. Das Amnion hüllt bereits fast den ganzen Körper ein; am hintersten Körperende macht sich die Allantoisanlage bemerkbar (*Al*). — Fig. 88. Das Amnion umschließt mit Ausnahme einer Stelle, des Amnionnabels (*Ana*), den Embryo vollständig. Die periphere Ausbreitung des mittleren Keimblattes auf dem Blastoderm, der Mesodermhof (*mk*), und die darin auftretenden Blut- und Gefäßanlagen sind nicht wie bei den 3 vorigen Figuren dargestellt.

A Amnion. *vaf* vordere, *saf* seitliche, *haf* hintere Amnionfalte. *an* Amnionnaht. *Ana* Amnionnabel. *mk* Mesodermhof (Ausbreitung des mittleren Keimblattes

auf dem Blastoderm). *mkh* Mesodermhörner. *mkf* mesodermfreie Stelle. *mkg* Grenze des in das Amnion eindringenden Mesoderms. *lh^2* außerembryonale Leibeshöhle. *Al* Anlage der Allantois. *Cn* Canalis neurentericus. *mf* Medullarfurche. *mw* Medullarwulst. *pr* Primitivrinne.



Fig. 90.

Fig. 90. Embryo mit 6—7 Ursegmenten vom Albatroß (Diomedea immutabilis ROTSCH) bei auffallendem Lichte. Noch der ganze vordere Teil des Blastoderms ist frei vom mittleren Keimblatt. Die Mesodermhörner oder -flügel stehen noch weit nach hinten; von dem Einsinken des Kopfes und dem Erheben der Amnionfalte ist nur eine schwache Andeutung zu bemerken. *mkf* mittelblattfreie Partie des Blastoderms (Proamnion). *arp* Area pellucida. *de* der jenseits der letzteren gelegene, vom mittleren Keimblatt *mk* noch nicht umwachsene Dotterentoblast. *mkh* Mesodermhörner oder -flügel. *mw* Medullarwülste. *pr* Primitivrinne. *Cn* eine am vorderen Ende derselben gelegene Vertiefung (der spätere Canalis neurentericus). *g* Anlagen von Blut und Gefäßen.

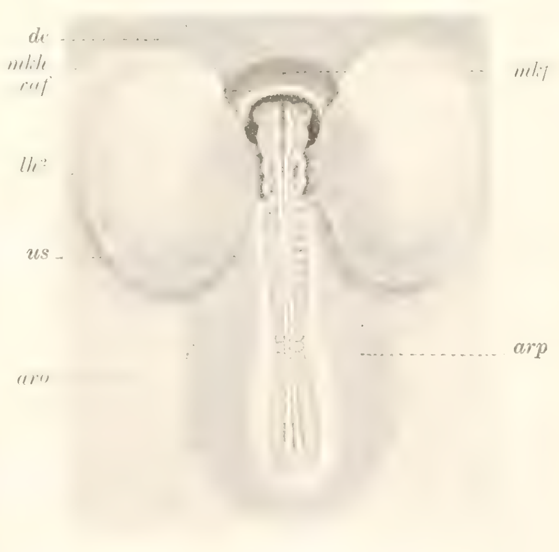


Fig. 91.

Fig. 91. Embryo des Tropicvogels (Phaeton rubricauda BODD) mit etwa 15 Ursegmenten. Die Mesodermflügel *mkh* sind näher zusammengewachsen; die Leibeshöhle breitet sich in Gestalt von 2 ballonartigen Auftreibungen *lh^2* in das Blastoderm hinein aus. Die Amnionfalte *vaf* hat sich erhoben und steht gerade im Begriff, nach hinten hin über den Kopf zu wachsen; an letzterem bemerkt man die drei primären Hirnblasen, die Neuromeren des Hinterhirns, die Augenblasen und das Ohrgrübchen. *mkh* Mesodermflügel. *mkf* der vom mittleren Keimblatt freie Teil des Blastoderms. *arp* Area pellucida. *aro* Area opaca. *de* das vom mittleren Keimblatt noch nicht umwachsene Entoblast derselben.

eine Falte, die vordere Amnionfalte (Fig. 86, 91). Letztere breitet sich rasch nach hinten über den Kopf hin aus, welcher seinerseits nach unten und vorn wächst und dabei die ihn nun völlig umgebende Hülle mit sich fortzieht (Fig. 92), was namentlich nach dem Eintritte der Kopf- und Nackenbeuge sich stark bemerkbar macht. Derselbe ist somit jetzt unterhalb des Blastoderms gelegen und wächst, vorläufig auch noch eine Zeit hindurch gänzlich ausgeschaltet von diesem, weiter (Fig. 93), eingehüllt von dem, wie ersichtlich, nur aus dem äußeren und inneren Keimblatte bestehenden Amnion.



Fig. 92.



Fig. 93.

Fig. 92 u. 93. Zwei Embryonen vom Albatroß (Diomedea immutabilis Rotsch). Die Mesodermflügel rücken weiter zusammen und verkleinern dadurch die vom Mittelblatt freie Stelle des Blastoderms. Der vom Amnion eingehüllte Kopf liegt unterhalb des Blastoderms. Das Amnion wird in dem jüngeren Embryo nur aus dem äußeren und inneren Keimblatt gebildet, bei dem älteren wächst auf der Dorsalseite das mittlere Keimblatt bereits in dasselbe von beiden Seiten hinein. *mkh* Mesodermflügel. *mkf* vom mittleren Keimblatt freie Stelle des Blastoderms. *mkg* Grenze des auf der Dorsalseite einwachsenden mittleren Keimblattes (Führungslinie geht etwas zu weit). *A* Amnion. *vaf* vordere Amnionfalte. *O* Ohrgrube. *pr* Primitivstreifen. an^1 mesodermales Mesenterium, vorderer Teil der Amnionnaht.

Die Betrachtung von Längs- und Querschnitten wird das Verständnis dieser Vorgänge erleichtern. In Fig. 94, welche einen medianen Längsschnitt der auf Fig. 86 abgebildeten Lacerta darstellt, bemerkt man das mesodermfreie „Proamnion“, in welches sich der durch die Grenzrinne abgehobene Kopf hineinsenkt, während vor diesem die vordere Amnionfalte sich eben zu erheben beginnt. Fig. 100 zeigt das Proamnion eines Vogels in einem vorgerückten Stadium, und die Querschnitte (Fig. 95 a und b, Fig. 96 a und b) werden die Verhältnisse noch mehr erläutern. Aus ihnen ersieht man auch, wie durch Einsenkung und Faltenbildung der mittelblattfreien Zone das äußere Keimblatt die innere, das innere die äußere Schicht des Proamnion bildet.

Das Vordringen des mittleren Keimblattes in die bisher von ihm freigelassene Region macht nun aber weitere Fortschritte; die vorher

erwähnten Mesodermflügel nähern sich einander immer mehr bis zu ihrer endlichen Vereinigung, so daß bei einer Betrachtung der Embryonalanlage von oben das Mesoblast jetzt einen auch vorn völlig geschlossenen Hof darstellt (Fig. 87, 92, 93, 105). Gleichzeitig damit beginnt die Leibeshöhle, und zwar von dem Teile aus, der später zur Herzhöhle wird (Parietalhöhle), sich aus dem Embryo heraus in die außerembryonale Partie des Blastoderms auszudehnen und das mittlere Keimblatt in seine parietale und viscerale Lamelle zu trennen. Jene Spaltung verläuft bisweilen so stürmisch, daß die außerembryonalen Leibeshöhlensäcke ein ballonförmiges Aussehen erhalten, wie es bei Lacerta (STRAHL) und später auch bei einigen Vögeln (SCHAUINSLAND)

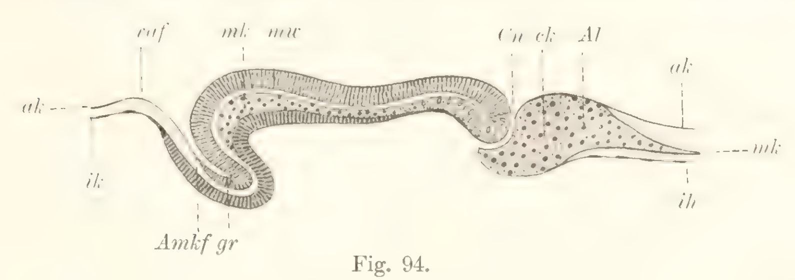


Fig. 94.

Fig. 94. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo von Lacerta muralis, welcher etwa ebenso alt war wie der in Fig. 86 dargestellte. *gr* vordere Grenzrinne. *vaf* vordere Amnionfalte. *Amkf* mittelblattfreier Teil des Blastoderms (Proamnion), über den der Kopf herüberwächst und welcher später zum ventralen Teil des Kopfamnion wird· *Cn* Canalis neurentericus. *ck* „Caudalknoten“, Anlage des Schwanzes. *Al* Teil, aus dem später sich die Allantois entwickelt. *mw* Medullarwulst. *ak, ik, mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt.

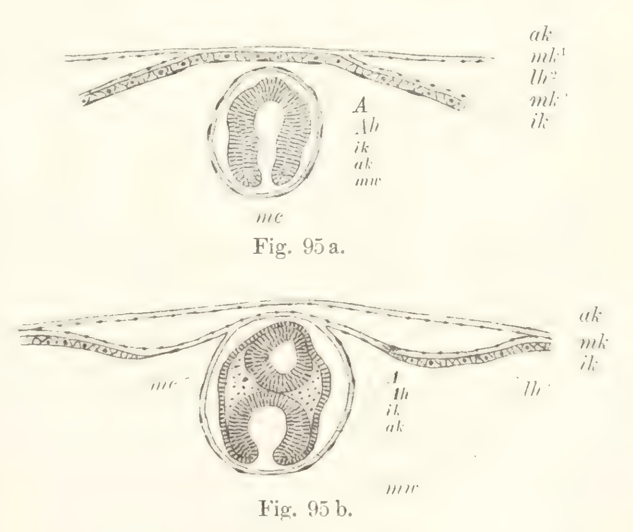


Fig. 95 a.

Fig. 95 b.

Fig. 95 a und b. Zwei Querschnitte durch das Vorderende eines Embryo von Lacerta muralis von ungefähr demselben Alter wie der auf Fig. 88 dargestellte. Der Schnitt auf Fig. 95a geht durch das vorderste Ende des unter dem Blastoderm liegenden und von diesem losgelösten Kopfes. Der Schnitt b ist weiter zurückgelegen. *A* Amnion, nur aus dem äußeren und inneren Keimblatt bestehend; auf Fig. 95 b beginnt letzteres durch das mittlere Keimblatt an der dorsalen Seite bereits verdrängt zu werden. *Ah* Amnionhöhle. *ak* äußeres Keimblatt (glatte Linie). *ik* inneres Keimblatt (gestrichelte Linie). *mk* mittleres Keimblatt (punktierte Linie). *mk*¹ parietale, *mk*² viscerale Lamelle desselben. *lh*² außerembryonale Leibeshöhle (in Fig. 95 b haben sich die beiden seitlichen Teile derselben nach Schwund des mesodermalen Mesenterium bereits vereinigt). *mc* Medullarkanal, am vordersten Ende des Kopfes noch nicht geschlossen, auf Schnitt Fig. 95b zweimal getroffen, weil die Kopfanlage stark gekrümmt ist.

beobachtet wurde (Fig. 87, 91). Bald nachdem die seitlichen Mesodermflügel sich vorn völlig vereinigt haben, dringen auch die beiden Leibeshöhlensäcke dorthin vor, stoßen aneinander und bilden ein mesodermales, mesenteriumartiges Septum, das hier vorn aber meistens wieder verschwindet, so daß das Cölom der einen Seite mit dem der anderen kommuniziert. Gleichzeitig damit, häufig sogar schon früher (z. B. bei Lacerta), breitet sich die Leibeshöhle im Blastoderm von der Region an, in welcher sie zuerst auftritt, auch rechts und links vom Embryo **caudalwärts** aus, um sich **hinter** ihm in derselben Weise wie vorn, meistens aber ohne vorhergegangene Mesenterienbildung zu vereinigen, so daß schließlich der Embryo von einem vollständigen Cölomring umgeben wird.

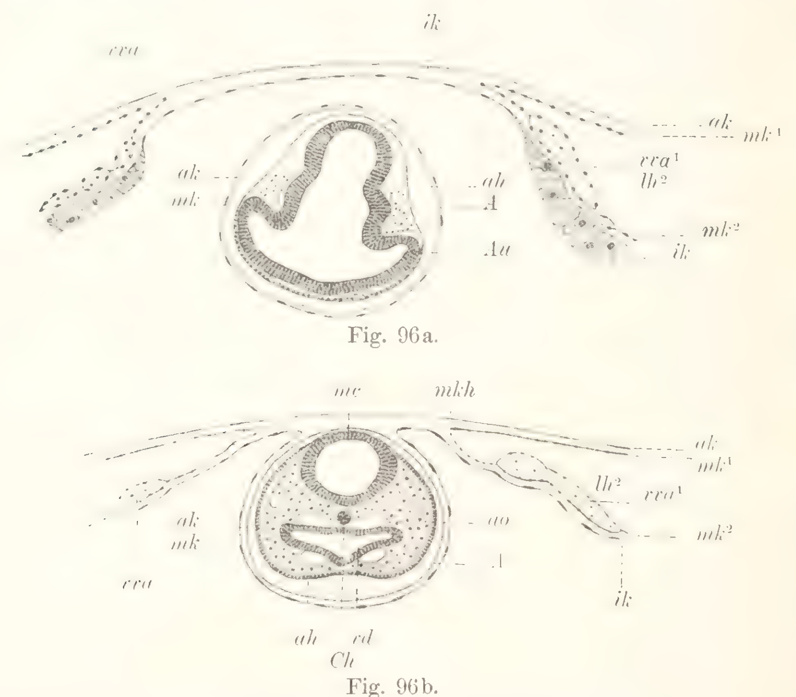


Fig. 96a.

Fig. 96b.

Fig. 96a und b. Zwei Querschnitte durch den vorderen Teil des in Fig. 92 dargestellten Embryo vom Albatroß. *A* Amnion. *ah* Amnionhöhle. *ak* äußeres (glatte Linie), *ik* inneres (gestrichelte Linie), mk^1, mk^2 mittleres (punktierte Linie) Keimblatt. *mkh* Mesodermflügel. lh^2 außerembryonale Leibeshöhle. *vva* und vva^1 linke und rechte vordere Dottervene. *ao* Aorten. *Ch* Chorda. *vd* Vorderdarm. *mc* Medullarkanal. *Au* Augenblase. Schnitt 96a zeigt den vom „Proamnion" eingehüllten und unterhalb des Blastoderms liegenden vorderen Teil des Kopfes. Schnitt 96b geht durch die Stelle, an welcher der vordere Teil des Körpers wieder mit dem Blastoderm in Verbindung tritt. Das mittlere Keimblatt und die außerembryonale Leibeshöhle sind noch nicht bis zur Medianlinie vorgedrungen, was man auch auf Fig. 93 bemerken kann.

Es ist klar, daß durch das eben geschilderte Eindringen des mittleren Keimblattes und der Leibeshöhle in die Blastodermgegend, welche vor und oberhalb der Stelle liegt, an welcher der vordere Teil des Embryo sich in den Dotter einsenkte und sich dabei mit einer ektoentodermalen Hülle umgab, diese (das Kopfamnion also) stark beein-

flußt wird. Wir finden nicht nur, daß die von dem Proamnion bekleidete Partie des Embryo jetzt, wie es selbstverständlich ist, unter einem nicht mehr allein von 2, sondern nunmehr 3 bezw. 4 Keimblättern gebildeten Blastoderm liegt (Fig. 95), sondern wir sehen auch, daß dieselbe allmählich wieder **in den Verband des Blastoderms aufgenommen** wird, von dem sie eine geraume Zeit hindurch gelöst war. Dieser Vorgang beginnt an der Stelle, an welcher das vordere Körperende gegen den Dotter hin nach unten abbiegt, und schreitet von hier aus nach dem Vorderende des Embryo hin weiter. Gleichzeitig wird aber auch der Zustand des Kopfamnion selbst verändert. Während die Leibeshöhle nach vorn hin vorschreitet, dehnt sie sich auch nach **unten** aus und schiebt sich zwischen das innere (ektodermale) und äußere (entodermale) Blatt des Amnion hinein (Fig. 99); dabei drängt sie das Entoderm desselben vollständig zurück, und an seine Stelle legt sich jetzt das **Mesoderm** fest an das Ektoderm an.

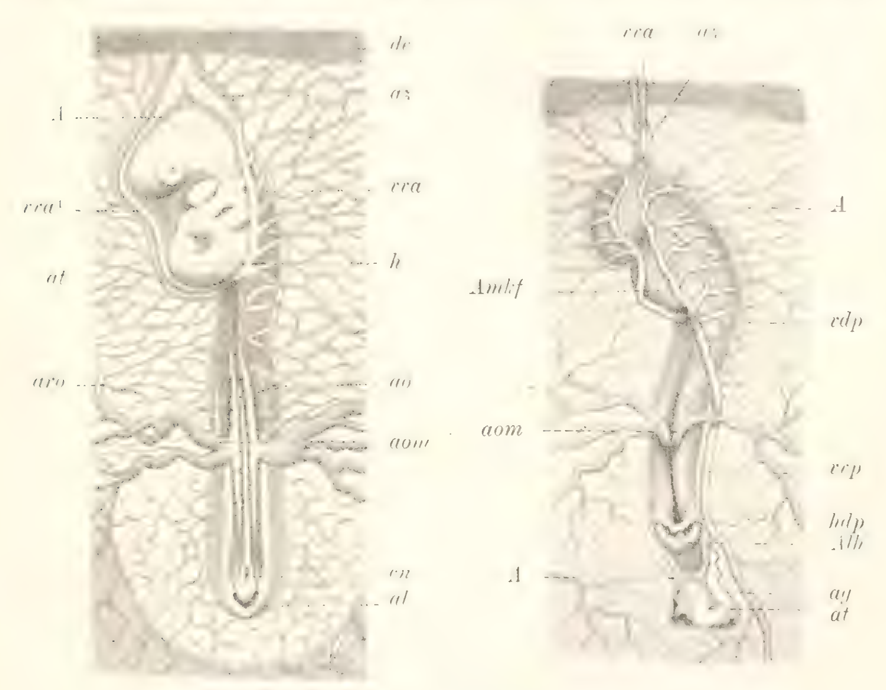


Fig. 97. Fig. 98.

Fig. 97. Ansicht eines Vogelembryo (Haliplana fuliginosa) von der Unterseite. *A* Amnion. Der zwischen der rechten und linken Dottervene *vva* und *vva'* gelegene ventrale Teil des Amnion ist noch ganz mesodermfrei (derselbe erscheint auf der Zeichnung völlig durchsichtig). *az* vorderer Amnionzipfel. *at* Amniontasche. (Die Führungslinie für *at* ist auf der Abbildung nicht sichtbar; dieselbe müßte bis fast unmittelbar an den Herzschlauch heranreichen). *h* Herz. *ao* Aorten. *aom* Arteriae omphalo-mesentericae. *cn* Canalis neurentericus. *al* Allantoiseinstülpung. *de* Der vom mittleren Keimblatte noch nicht umwachsene Dotterentoblast.

Fig. 98. Ansicht eines etwas älteren als in Fig. 97 dargestellten Embryo von Haliplana fuliginosa von unten. *A* Amnion. *Amkf* der zwischen den beiden vorderen Dottervenen *vva* liegende mesodermfreie Teil des Amnion. *az* vorderer Amnionzipfel. *ag* Amniongang (um letzteren zu zeigen, ist an dieser Stelle die Keimhaut aufgerissen worden). *at* Amniontrichter. *Alh* Allantoishöcker. *vdp* vordere Darmpforte. *hdp* hintere Darmpforte. *vcp* hintere Dottervene. *aom* Arteriae omphalo-mesentericae.

Fig. 99 a.

Fig. 99 b.

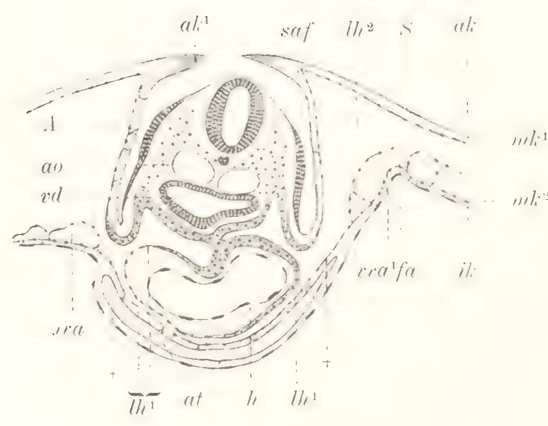


Fig. 99 c.

Fig. 99a, b und c. Drei Querschnitte durch den auf Fig. 93 dargestellten Embryo vom Albatroß. Schnitt b ist an der in Fig. 93 mit *mkg* bezeichneten Stelle, a vor und c hinter dieser geführt worden. *A* Amnion. *ah* Amnionhöhle. *at* Amniontasche. *saf* seitliche Amnionfalte. *fa* falsches Amnion (C. Fr. Wolff) = Amnionkappe (v. Bär). *S* seröse Hülle. lh^1 Leibeshöhle (Herzhöhle). lh^2 außerembryonale Leibeshöhle. † Stelle, an der die embryonale in die außerembryonale Leibeshöhle übergeht. (Die Führungslinien für + sowie für lh^1 in Figur 99c müßten etwas weiter nach oben bis in die Leibeshöhle hineinreichen.) *ao* Aorta. *vva* und vva^1 linke und rechte Vena vitellina anterior. *h* Herz (Endothel desselben). *an'* mesodermales

Mesenterium — vorderer Teil der Amnionnaht. *ak* äußeres Keimblatt (glatte Linie), *ik* inneres Keimblatt (gestrichelte Linie, zum großen Teil durch die außerembryonale Leibeshöhle und das mittlere Keimblatt vom Amnion zurückgedrängt). *mk*[1], *mk*[2] mittleres Keimblatt (punktierte Linie). *mkh* Mesodermflügel. *ak*[1] Verdickung des äußeren Keimblattes (an der Seitenfalte, die weiter vorne in die ektodermale Amnionnaht übergeht. *Ch* Chorda. *mc* Medullarkanal. *O* Ohrgrübchen. *vd* Vorderdarm.

Da in dieser Zeit bereits Gefäße im Mittelblatte aufgetreten sind, so läßt sich jener Vorgang, namentlich bei einer Betrachtung des Embryo von seiner Unterseite aus, gut verfolgen. Auf den Figg. 97, 98, 103, zeigen die beiden vorderen Gefäßstämme (die Venae vitellinae anteriores) die Stelle an, bis zu welcher die Leibeshöhle bei ihrem Wachstume nach unten hin gelangt ist, oder mit anderen Worten, bis wohin das Entoderm des Amnion zurückgedrängt und durch Mesoderm ersetzt wurde. Der gefäßfreie Teil zwischen den Venen ist der Ueberrest des „Proamnion", welches immer schmäler wird, um endlich ganz zu verschwinden (Fig. 98, 103); nunmehr hat demnach das gesamte, den vorderen Teil des Embryo einhüllende Amnion seine endgiltige Zusammensetzung aus Ektoderm und Mesoderm erhalten.

Ein Punkt, durch den die oben geschilderten Vorgänge noch verwickelter gemacht werden, muß noch erwähnt werden. Wie wir soeben sahen, stellt die mesodermfreie Stelle des Amnion eine Zeit hindurch einen Streifen oder eine lange schmale Platte dar, welche sich von der vorderen Darmpforte (Fig. 98) kopfwärts an der ganzen Unterseite des vorderen Teiles des Embryo hin erstreckt. Beim Wachstum desselben verlängert sich nun diese Platte zwar immer mehr und mehr, indem namentlich ihr hinterster Abschnitt mit der weiteren Ausbildung des Kopfdarmes weiter caudalwärts rückt, gleichzeitig damit verschmälert sie sich aber auch dabei durch das Vordringen des Mesoderms. Der am weitesten nach hinten gelegene Teil jenes Amnionstreifens bildet bei den Vögeln — bei den Reptilien sind diese Verhältnisse noch nicht so eingehend untersucht worden — den Boden einer lang ausgezogenen Tasche, oder, was dasselbe sagt, die Höhle des Kopfamnion geht in ihrem ventralen hintersten Abschnitte in einen blindsackartigen Anhang über.

Die Durchschnitte Fig. 99 a, b, c und Fig. 100 werden diesen Vorgang verständlich machen. Auf dem ersteren derselben, welcher den Embryo noch ziemlich weit vorn getroffen hat, sieht man das beiderseitige Hineinwachsen des mittleren Keimblattes, wodurch der früher frei unterhalb des Blastoderms gelegene Kopfteil (vgl. Fig. 96) wieder mit letzterem verbunden wird, und bemerkt auch das Vordringen des extraembryonalen Cöloms nach unten, wobei das Entoderm des Amnion vom Mesoderm verdrängt und durch dieses ersetzt wird. Der nächste, weiter nach hinten gelegene Schnitt (Fig. 99 b) ist gerade durch die Stelle geführt worden, an welcher die embryonale Leibeshöhle — und zwar ist es die Herzhöhle — in die außerembryonale des Blastoderms übergeht: links sind die Höhlen noch gesondert, wenn auch bereits eine Verlötung der Blätter stattgefunden hat, während sie rechts schon miteinander kommunizieren. Dadurch ist der untere Abschnitt der Amnionhöhle, welcher auf dem vorigen Schnitte in unmittelbarem Zusammenhange mit dem oberen stand, von diesem abgetrennt und die eben erwähnte Amniontasche gebildet worden, die, wie aus der Fig. 99 c und Fig. 100 ersichtlich ist, sich noch beträchtlich weiter nach hinten erstreckt. Der Boden derselben wird von dem jetzt noch allein aus dem äußeren und inneren Keim-

blatte bestehenden Amnion (dem Proamnion) gebildet, und die Decke aus der ventralen Wand der Herzhöhle, die aus dem mittleren und äußeren Keimblatte zusammengesetzt wird, welch letzteres in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Ektoderm des Embryonalkörpers steht. Wie das übrige Amnion wird schließlich auch die untere Wand jenes Blindsackes mesodermhaltig: die Cölomsäcke wachsen von beiden

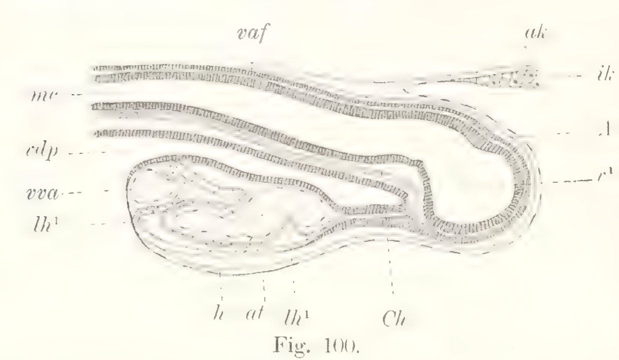


Fig. 100. Medianer Längsschnitt durch den vorderen Teil eines Embryo vom Albatroß, der etwas älter war als der in Fig. 92 dargestellte. Man sieht, wie der Kopf frei unterhalb des Blastoderms liegt und von dem nur aus dem äußeren und inneren Keimblatt bestehenden Amnion eingehüllt wird. Letzteres entstand durch Einsinken des Kopfes in die mesodermfreie Stelle der Keimhaut und Mitziehen dieses Teiles nach vorne beim Wachsen des vorderen Körperteiles, sowie durch gleichzeitiges Erheben und Rückwärtswachsen der vorderen Amnionfalte. *A* Amnion. *vaf* vordere Amnionfalte. *at* Amniontasche. *h* Herz. *vva* vordere Dottervene. lh^1 Leibeshöhle. *vdp* vordere Darmpforte. *mc* Medullarkanal. v^1 erste Gehirnblase. *ak* äußeres Keimblatt (glatte Linie). *ik* inneres Keimblatt (gestrichelte Linie). *Ch* Chorda. (Bei *Ch* und bei *A* ist die Führungslinie etwas zu lang.)

Seiten unter ihm sich einander entgegen, treffen dort zusammen und bilden eine Zeit hindurch ein kleines Mesenterium, das aber bald zerreißt. Nur an seinem hintersten Ende befindet sich eine unmittelbar am vorderen Nabelrande gelegene Stelle, an welcher dies niemals geschieht. Hier trennen sich die beiden Mesodermlamellen nicht, und die Wand des Hautnabels und die des Darmnabels bleiben dort verwachsen und werden niemals voneinander geschieden. (Bei der Besprechung des Dottersackes wird darauf nochmals zurückgekommen werden.) Es ist das ein Punkt, welcher von Bedeutung ist für die Bildung des primären Zwerchfelles (Ravn, 1886 und 1895), worauf hier aber nicht näher eingegangen werden kann. Während eine Zeit lang die Amniontasche sich immer mehr nach hinten ausdehnt, verschwindet sie später allmählich, indem sie von der allgemeinen Amnionhöhle aufgenommen wird (Ravn, 1886).

Wenn auch die bisher geschilderten Vorgänge der Entstehung des Amnion bei allen daraufhin untersuchten Sauropsiden in so übereinstimmender Weise verlaufen, daß sie ein für alle giltiges Entwickelungsprinzip erkennen lassen, so kommen doch auch Unterschiede vor, welche erwähnt werden müssen.

Was zunächst die Entwickelungsperiode anbelangt, in welcher sich die ersten Anzeichen eines Amnion bemerkbar machen, so variiert dieselbe bei den verschiedenen Vertretern bedeutend. Früher erscheint es bei den Reptilien, später bei den Vögeln. Unter den ersteren tritt es, soweit bis jetzt bekannt (abgesehen von Chamäleon, auf welches später noch näher eingegangen wird), am frühesten bei Sphenodon und den Cheloniern auf, es folgen dann die Crocodiliden, Colubriden und Lacertilier. Von den Vögeln zeichnet sich eine Anzahl

Wasservögel, welche zu den Gattungen Diomedea, Puffinus, Sula, Phaeton, Fregatta, Haliplana, Limosa, Sterna etc. gehören, durch ein auffallend frühzeitiges Amnion aus (SCHAUINSLAND); Star, Sperling, Krähe stehen ihnen darin schon bedeutend nach, und am spätesten erscheint dasselbe beim Huhn. (Einige ältere, vielfach verbreitete Abbildungen aus den Lehrbüchern von KÖLLIKER und BALFOUR, welche auf einer verhältnismäßig recht frühen Entwickelungsstufe beim Hühnchen bereits die erste Spur einer beginnenden Amnionbildung darstellen, entsprechen nicht ganz der Wirklichkeit. Die „vordere Außenfalte" ist in der That nicht die vor dem Embryo sich erhebende Amnionfalte, sondern nur eine durch Entodermwülste auf der Unterseite hervorgerufene seichte Erhebung des Blastoderms, welche zum Amnion in keiner Beziehung steht.)

Es hat den Anschein, als ob es möglich wäre, — soweit die immerhin noch nicht sehr zahlreichen Beobachtungen es überhaupt erlauben —, aus dem der Zeit nach verschiedenen Auftreten des Amnion auch eine gewisse Gesetzmäßigkeit in dem übrigen Verhalten dieser Embryonalhülle abzuleiten (SCHAUINSLAND). Je früher das Amnion erscheint, eine desto bedeutendere Entwickelung erfährt die Ausbildung des ektodermalen Abschnittes desselben — also des Proamnion.

Bei Sphenodon hüllt dasselbe während einer langen Zeit des Entwickelungslebens den ganzen vorderen Körperteil ein: der Embryo ist beinahe rechtwinklig unterhalb des Blastoderms nach dem Dotter hin abgebogen und steckt bis fast hinter die vorderen Extremitäten im mesodermfreien Amnion. Auch bei Lacerta ist letzteres noch recht beträchtlich, wenn auch lange nicht mehr so umfangreich, und auch hier biegt sich in ihm der Kopf hakenförmig nach unten um. Letzteres ist beim Albatroß zwar nicht mehr der Fall (vgl. Fig. 92, 93), immerhin ist der mesodermfreie Teil des Amnion aber noch ansehnlich genug, während er beim Huhn unbedeutend ist und nur eine rasch vorübergehende Phase in der Entwickelung darstellt.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen gelangen wir, wenn wir in derselben Reihenfolge das Einwandern des mittleren Keimblattes betrachten. Je früher das Amnion auftritt, desto länger besteht sein vorderer Abschnitt nur aus Ekto- und Entoderm, je später, desto rascher wird er mesodermhaltig.

Nachdem wir vorgreifend die Schicksale des Kopfamnion bis in spätere Zeiten verfolgt haben, wenden wir uns nun den Vorgängen zu, welche sich unterdessen bei der Entwickelung des übrigen Amnion abspielten.

Während der vordere Teil des Embryo sich nach unten einsenkte, erhob sich damit gleichzeitig, wie wir sahen, eine Falte, die vordere Amnionfalte oder Kopffalte (Fig. 86, 91, 92), welche sich caudalwärts über den Kopf und dann über den Rücken hin erstreckte. Beim Hühnchen, das wir zunächst betrachten wollen, hat sie vor dem Ende des 2. Tages den Kopf schon ganz bedeckt. Etwas später tritt eine ähnliche, aber viel kleinere Falte auch am hinteren Körperende auf; es ist die hintere Amnionfalte oder die Schwanzfalte, durch welche der Schwanz in ähnlicher Weise eingehüllt wird, wie vorher der Kopf. Schließlich gesellen sich noch zwei zu beiden Seiten des Embryo zwischen Kopf- und Schwanzfalte gelegene seitliche Amnionfalten hinzu, welche sich in entgegengesetzter

Richtung wie die embryonalen Seitenfalten, durch deren Umschlag sich die Seiten- und Bauchwand des Embryo bildet, erheben.

Alle diese Faltenbildungen bestehen von Anfang an aus dem äußeren Keimblatte und dem parietalen Mittelblatte, da zur Zeit ihrer Entstehung die außerembryonale Leibeshöhle an allen diesen Stellen bereits vorhanden ist und sich sofort in die sich erhebenden Falten hinein erstreckt.

Nachdem die vordere Falte eine gewisse Strecke weit nach hinten vorgerückt ist, wachsen die Seitenfalten bis zur Rückenfläche des Embryo empor, neigen dann sich einander entgegen (Fig. 82, 99 c) und verwachsen schließlich in einer linienförmigen Naht (Fig. 104, 105), von vorn nach hinten darin fortschreitend, bis sie endlich am hintersten Ende des Embryo mit der nicht sehr bedeutenden Schwanzfalte zusammenstoßen. An dieser Stelle, nicht weit vom Schwanzende, bleibt eine Zeit hindurch eine Oeffnung bestehen, das sogenannte Amnionloch oder der Amnionnabel (Fig. 89 zeigt denselben von Lacerta). Aber auch dieser schließt sich zwischen der 75.—85. Stunde der Bebrütung, und dann ist der Embryo völlig vom Amnion eingehüllt; dasselbe steht, wie es in den einleitenden Bemerkungen an schematischen Figuren auseinandergesetzt wurde, nur am Bauche mit dem Embryo durch den Hautnabel in Verbindung und zwar während der ganzen Dauer des Embryonallebens.

Anfangs liegt das Amnion der Körperoberfläche des Embryo ziemlich dicht an, im Laufe der Entwickelung vergrößert es sich aber rascher als dieses und wird gleichzeitig angefüllt mit einer sich mehr und mehr ansammelnden Flüssigkeit, der Amnionflüssigkeit oder dem Schafwasser, in welcher der Embryo gewissermaßen schwimmt; dieselbe ist wohl als Bluttranssudat aufzufassen und enthält Salze, später auch etwas Eiweiß. Gegen Ende der Brutzeit nimmt sie ab und die Amnionhaut liegt dann dem Hühnchen wieder dicht auf.

Zur Terminologie ist noch zu bemerken, daß die verschiedenen, vorher beschriebenen Abschnitte und Faltenbildungen des Amnion seit v. Bär auch als Scheiden bezeichnet werden; es giebt demnach eine Kopf- und eine Schwanz-, sowie zwei Seitenscheiden des Amnion. Nur allein diese Scheiden, aus dem äußeren Keimblatte und dem parietalen Mittelblatte bestehend, gehören dem eigentlichen Amnion an und hängen durch den Hautnabel mit dem Embryo zusammen; v. Bär's Kopf-, Schwanz- und Seitenkappen dagegen sind dem Dottersacke zuzurechnen und gehen vermittelst des Darmnabels in den Embryo über. Sie entstehen aus der ventralen Wand der extraembryonalen Leibeshöhle (die Scheiden aus der dorsalen) und sind zusammengesetzt von dem visceralen Mittelblatte und dem inneren Keimblatte (*fa* in Fig. 82 und Fig. 99 b, c). Eine geraume Zeit hindurch hüllen sie beim Hühnchen, wie auch bei anderen Vögeln und in etwas geringerem Maße auch bei einigen Reptilien, den Embryo ebenfalls in gewisser Weise ein. Sobald sich nämlich an der Dorsalseite des Blastoderms die Amnionfalten erheben, sinkt der gesamte Embryo etwas in den Dotter hinein und liegt dann in einer tellerförmigen Grube; es ist natürlich, daß dadurch die ihm benachbarten Partien des Dottersackes sich ringsherum etwas emporheben, was in so hohem Maße geschehen kann, daß bei einer Betrachtung von der Dotterseite aus der Embryo von ihnen völlig verdeckt erscheint. C. Fr. Wolff, der diese Bildungen bereits vor v. Bär

beobachtete, nannte jene Dottersackfalten, die übrigens später wieder verstreichen, daher auch, im Gegensatze zum „wahren Amnion", das „falsche Amnion". Um Verwechselungen vorzubeugen, sei dabei bemerkt, daß die englischen Autoren unter dem Ausdrucke „false amnion" aber nicht jene Kappen verstehen, sondern damit die seröse Hülle bezeichnen, wie es bereits PANDER (1817) that.

Bei anderen Vögeln verläuft die Amnionbildung, abgesehen vom Kopfamnion, oftmals nicht ganz in derselben Weise wie beim Hühnchen. So fehlen bei den oben genannten Schwimmvögeln (Diomedea, Puffinus etc.) z. B. meistens gesonderte Seitenfalten; dieselben sind hier nur die lateralen Fortsätze der nach hinten herüberwachsenden vorderen Amnionfalten (Fig. 104). Ebenso kann die Schwanzfalte auffallend zurücktreten und sogar fast völlig verschwinden. Kurze Zeit hindurch können die Falten, namentlich die vorderen, kein Mesoderm enthalten und nur aus Ektoderm bestehen (Fig. 100).

Unter den Reptilien sind bei Lacerta die Seitenfalten ebenfalls schwach ausgebildet, so daß der größere Teil des den Rücken bedeckenden Amnion nur durch das Rückwärtswachsen der Kopffalte entsteht. Die größte Ausbildung findet dieser Entwickelungsmodus aber bei den Schildkröten und bei Sphenodon. Bei den ersteren wiesen MITSUKURI und MEHNERT, bei letzterem SCHAUINSLAND nach, daß das gesamte Amnion (wieder abgesehen vom Kopfamnion) aus der vorderen Falte und deren seitlichen Ausläufern seinen Ursprung nimmt, indem diese von vorn über den ganzen Rücken bis zum Schwanze und sogar bis über denselben hinaus herüberwächst; dabei ist diese Falte während langer Dauer rein ektodermal (Fig. 106, 107) und besteht oft auch nicht einmal aus zwei Lagen, sondern nur aus einer (die allerdings als aus zwei nahe aneinander liegenden und dann verschmolzenen Ektodermschichten aufzufassen ist, Fig. 107): Amnion und seröse Hülle sind daher anfangs in weiter Ausdehnung fest miteinander verbunden und lösen sich erst spät, sobald die Leibeshöhle und damit das Mesoderm sich zwischen sie hineindrängt. Es kommen hier also wieder ähnliche Beziehungen zwischen der Zeit des Erscheinens und dem Bau des Amnion vor, wie sie bereits beim Kopfamnion erwähnt wurden. Je früher das Amnion auftritt, desto länger bleibt es nicht nur in seinem Kopfabschnitte, sondern auch in all seinen übrigen Teilen ektodermal; je später es erscheint, desto eher wird es mesodermhaltig.

Die Extreme in dieser Hinsicht werden einerseits gebildet von den Schildkröten und von Sphenodon, andererseits vom Hühnchen; die übrigen Formen reihen sich dazwischen ein und neigen entweder mehr nach der einen oder der anderen Seite hin.

Eine vollständig abweichende und bis jetzt wohl einzig dastehende Amnionbildung besitzt das Chamäleon (SCHAUINSLAND), dessen Entwickelung auch sonst mancherlei Eigentümlichkeiten aufweist. Zu einer ganz außerordentlich frühen Zeit, wenn das Embryonalschild allein aus dem äußeren und inneren Keimblatte besteht, und von dem Mittelblatte in der Gegend, welche später zum hinteren Ende der Embryonalanlage wird, sich nur eine geringe Spur bemerkbar macht, erhebt sich am Rande dieses kleinen, runden Schildes eine cirkuläre Falte (Fig. 101 a); dieselbe wächst rasch in die Höhe und innerhalb weniger Stunden — während sonst die Entwickelung des Chamä-

leon sehr langsam verläuft — schließt sie sich bereits in einem Nabel, der genau oberhalb des Mittelpunktes des kreisförmigen Embryonalschildes sich befindet.

Wir haben es hier also mit einem überaus frühzeitigen Amnion zu thun, an dem man alle die vorher beschriebenen Abschnitte nicht erkennen kann, und bei dem keine Spur von vorderen, hinteren und seitlichen Falten vorhanden ist. Vielleicht können wir darin, daß dieselben hier von einer einzigen zusammenhängenden Ringfalte dargestellt werden, einen Fingerzeig sehen, daß diese Bildungen ursprünglich ein einheitliches Ganzes gewesen sind, aus dem sie sich allmählich erst differenzierten und zwar in desto höherem Grade, in je späteren Embryonalstadien das Amnion entstand; während ein fast noch indifferentes Embryonalschild mit einer einzigen Faltenbildung abgeschlossen und von ihr geschützt werden kann, sind nach dem Auftreten

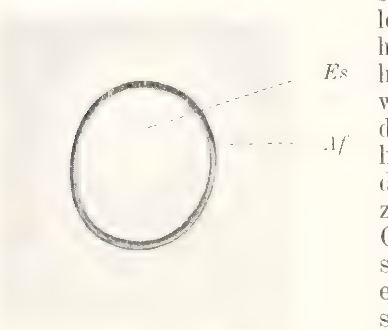


Fig. 101 a.
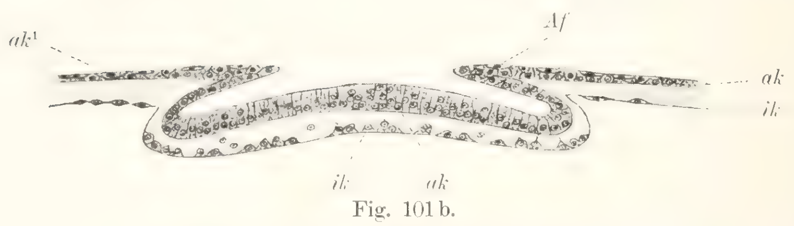


Fig. 101 b.

Fig. 101a. Ansicht eines Embryonalschildes von Chamaeleo vulgaris von oben. Fig. 101 b. Medianer Querschnitt durch dasselbe. *Es* Embryonalschild. *Af* Amnionfalten. *ak* äußeres Keimblatt. *ak'* äußere große Zellenlage desselben auf der Amnionfalte und der künftigen serösen Hülle. *ik* inneres Keimblatt.

von embryonalen Organen und Körperteilen bereits viel kompliziertere Einrichtungen notwendig.

Dem Chamäleon am nächsten, wenn auch immer noch recht weit entfernt davon, scheint hierin, soweit bis jetzt bekannt, Sphenodon zu stehen (Schauinsland, 1899). An Embryonalschildern desselben, bei denen erst der Urdarm durchgebrochen ist, die also verhältnismäßig noch recht jung und übrigens auch fast völlig kreisrund sind, findet sich an der ganzen Peripherie (mit Ausnahme der Stelle, welche dem späteren hinteren Körperende entspricht) eine seichte Furche und dicht daran eine kleine Erhebung der Ektodermzellen, welche bereits die erste Andeutung der späteren Amnionfalte darstellt.

Jenes frühzeitige Amnion des Chamäleon besteht aus Ekto- und Entoderm, das äußere Keimblatt aber überwiegt, weil das innere sich nicht weit in die Falte hineinerstreckt (Fig. 101 b); später wird letzteres durch das eindringende Mittelblatt völlig zurückgedrängt und dann wird das auch jetzt immer noch eine fast völlig kreisrunde Blase bildende Amnion aus Ektoderm und Mesoderm zusammengesetzt.

Wir haben nun noch einige bemerkenswerte Anhangsbildungen des Amnion zu betrachten.

Bei einigen Schildkröten fanden MITSUKURI und MEHNERT, daß die über den Rücken des Embryo caudalwärts wachsende ektodermale Amnionhülle am hintersten Ende des Körpers nicht Halt macht, sondern daß sie, wenn auch im Querschnitte kleiner geworden, noch eine große Strecke weiter über das Blastoderm sich hinschiebt. Es entsteht dadurch ein runder Kanal mit mehr oder weniger großem Lumen, der Amniongang, der sich an seinem letzten Ende zum Amniontrichter (MEHNERT) erweitert und durch diesen (welcher eigentlich einem äußerst weit nach hinten gerückten Amnionnabel entspricht) sich nach der Eioberfläche hin öffnet. Der Bau des Kanales ist derselbe wie der des Amnion; er besteht demnach anfangs nur aus Ektoderm, später aber wird er auch außen vom parietalen Mittelblatte bekleidet. An seiner oberen Seite hängt er, auch wenn er bereits vom Mittelblatte umwachsen ist, mit der darüber hinziehenden serösen Hülle zusammen. Nachdem der Gang eine geraume Zeit hindurch bestanden und dabei eine beträchtliche Länge, welche oft diejenige des Embryo bedeutend übertrifft, erreicht hat, beginnt er zu degenerieren, wobei sein vorher mehr oder weniger gerader Verlauf sich meistens in einen geschlängelten und geknickten ändert; sein früher weit geöffnetes Lumen wird mit Zellwucherungen ausgefüllt und schließlich verschwindet das distale Ende ganz, während das proximale noch längeren Bestand hat.

Früher war man geneigt, diesen Kanal für eine nur den Schildkröten eigentümliche Bildung zu betrachten, dann fand man denselben auch bei Sphenodon (SCHAUINSLAND, DENDY, THILENIUS), wo er, abgesehen von seiner geringeren Größe und kürzeren Dauer, ganz ähnlich gebaut ist, und kürzlich (SCHAUINSLAND, 1901) wurde er bei einer Anzahl Vögeln ebenfalls nachgewiesen (Fig. 98, 103, 118). Bei einigen derselben (Puffinus, Sula, Phaeton etc.) erlangt er bedeutende Dimensionen und wird ebenso lang oder noch länger als der Embryo selbst. Wie das Vogelamnion gleich von vornherein oder doch bald nach seinem Entstehen mesodermhaltig wird, so unterscheidet sich auch der Amniongang der Vögel hierin von dem eben beschriebenen Kanal der Schildkröten und von Sphenodon; da in die ihn bildende Falte sofort die Leibeshöhle hineindringt, so besteht er auch von Anfang an aus dem äußeren Keimblatte und dem parietalen Mittelblatte, im übrigen zeigt er nur unbedeutende Abweichungen.

Es ist bemerkenswert, daß die Entstehung des Amnionganges offenbar abhängig ist von der größeren oder geringeren oder auch ganz unterdrückten Ausbildung der Schwanzfalte des Amnion und der Zeit ihres Auftretens. Dort, wo letztere ganz fehlt (Schildkröten, Sphenodon) ist der Gang am ansehnlichsten. Bei den Vögeln aber zeigt der Kanal eine desto größere Entwickelung, je kleiner die hintere Amnionfalte ist (Puffinus); wird dieselbe umfangreich, so fehlt er gänzlich (Huhn); ist sie schwach vorhanden, so kommt er nur zur geringen Entfaltung (Larus argentatus) oder weist bei einigen Individuen geringe Andeutungen auf, um bei den meisten ganz zu fehlen (Star).

Auf die theoretischen Erörterungen, zu denen der Amniongang und der dadurch bedingte, weit nach hinten gelegene Amnionschluß (Amnionnabel) Veranlassung gegeben hat, und die dazu geführt haben (HIS, O. HERTWIG, SELENKA, MEHNERT etc.), den menschlichen

„Bauchstiel“ mit großer Wahrscheinlichkeit in Beziehung zu einer dem Amniongang ähnlichen Bildung zu setzen, sei hier nur hingedeutet.

Als Gegenstück zu dem hinteren Amniongang findet sich bei einigen Vögeln (Diomedea, Phaeton, Puffinus, Haliplana), vom Kopfamnion ausgehend und sich mehr oder weniger weit nach vorn erstreckend, ein vorderer Amnionzipfel (Schauinsland, 1901) Seine Entstehung vollzieht sich auf folgende Weise: Sobald bei den genannten Vögeln das mittlere Keimblatt in das Kopfamnion einzuwandern beginnt und die Leibeshöhlensäcke an der dorsalen Seite bis zur gegenseitigen Berührung einander entgegenwachsen, fließen sie an dem vordersten Ende des Amnion zunächst nicht zusammen, wie sie es weiter nach hinten meistens zu thun pflegen, sondern bilden dort ein mesodermales Mesenterium, welches sie voneinander trennt: das darauf weiter nach unten eindringende Cölom rückt auch hier, ebenso wie im übrigen Verlauf des Kopfamnion, nur von beiden Seiten vor und schreitet nicht, sich etwa an der Spitze des Amnion umbiegend, gleichzeitig von vorne nach hinten weiter. Infolgedessen bleibt das vordere Amnionende in festem Zusammenhang unten mit dem Entoderm des Dottersackes, oben mit dem Mesoderm sowie durch dessen Mesenterium auch mit der serösen Hülle, und wird bei dem zunehmenden peripheren Ausbreiten des ganzen Blastoderms, namentlich aber des Gefäßhofes von diesem gleichsam mitgezogen. Es stellt dann einen (bei den Abbildungen von Puffinus und Haliplana Fig. 118, 98, 103 nur kleinen) vorne spitz auslaufenden hohlen Blindsack dar, der bisweilen eine enorme Ausdehnung erhält. Bei Diomedea z. B. kann er fast bis zum äußersten Rande des Gefäßhofes reichen und die Länge des Embryo fast um das Doppelte übertreffen, wobei er in seinem vorderen Verlauf nur dünn und fadenförmig erscheint. Im übrigen ist er ebenso gebaut wie das Kopfamnion selbst. Seine innere Lamelle besteht aus Ektoderm, seine äußere anfangs nach der serösen Hülle hin aus Mesoderm, nach dem Dotter zu aus Entoderm; allmählich aber wird letzteres immer mehr zurückgedrängt, so daß er schließlich nur aus dem äußeren und mittleren Keimblatte allein gebildet wird (Fig. 102). An seiner ventralen

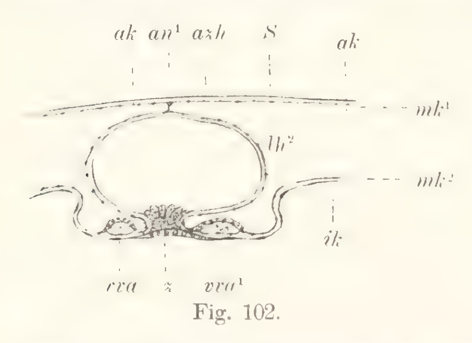


Fig. 102.

Fig. 102. Querschnitt durch den vorderen Amnionzipfel eines Embryo von Puffinus cuneatus Salv. *azh* Höhle des vorderen Amnionzipfels. *vva* linke, *vva*¹ rechte vordere Dottervene. *an*¹ Mesodermseptum zwischen den beiden außerembryonalen Leibeshöhlensäcken *lh*², dasselbe heftet den Amnionzipfel an die seröse Hülle *S*. *ak* äußeres Keimblatt (glatte Linie). *ik* inneres Keimblatt (gestrichelte Linie). *mk*¹ und *mk*² mittleres Keimblatt (punktierte Linie). *Z* zottenförmige Zellen im Ektoderm an der ventralen Seite des Amnionzipfels.

Seite bleibt lange Zeit hindurch ebenfalls ein mesodermales Mesenterium bestehen, welches ihn noch an dem Dottersack befestigt, wenn seine Verbindung mit der serösen Hülle bereits gelöst ist. In späten Stadien trennt er sich aber auch hier meistens ganz los, und man findet ihn dann an der unteren oder seitlichen Nackengegend des Em-

bryo als einen mehr oder weniger derben, bisweilen auch in 2 Enden auslaufenden Zipfel des Amnion vor (Fig. 103).

Bezüglich des histologischen Baues des Amnion ist noch zu erwähnen, daß in seinem Mesoderm, wie es bereits REMAK bekannt war, Muskelfasern vorkommen. Schon am 5. bis 6. Tage sind solche beim Hühnchen als kurze Spindeln deutlich erkennbar; später wachsen sie dann zu sehr langen, schmalen und dünnen Bändern aus, welche nur in der Mitte, wo sich der elliptische Kern befindet, etwas dicker sind.



Fig. 103.

Fig. 103. Aelterer Embryo von Haliplana fuliginosa GM. von unten; die Arterien sind dunkel, die Venen hell dargestellt; um den vorderen Amnionzipfel (az) den Amniongang (ag) und die Allantois (Al) zu zeigen, ist die Keimhaut an diesen Stellen aufgerissen. A Amnion. *aom* Arteriae omphalo-mesentericae. *vra* linke, vordere Dottervene. *vra*¹ rechte vordere Dottervene, dieselbe ist bereits in starker Rückbildung begriffen. Der ehemals zwischen diesen beiden Venen gelegene mesodermfreie Teil des Amnion ist jetzt verschwunden. *vrp* hintere Dottervene. *vvl* Seitenvenen des sekundären Kreislaufes. *hdp* hintere Darmpforte. *ck* Schwanz.

Diese Muskulatur ist derart angeordnet, daß die Muskelzellen in der Gegend des Hautnabels diesen wie mit einem Strahlenkranz umgeben und auf den übrigen Abschnitten des Amnion stellenweise zu sehr schönen, größeren und kleineren, sternförmigen Gruppen angeordnet sind, indem sie von einem Centrum aus nach allen Richtungen ausstrahlen (FÜLLEBORN, 1894).

Später verschmilzt die Muskelschicht in großer Ausdehnung mit einer ähnlichen der Allantois; gegen Ende der Bebrütung aber wird sie, so reich sie vorher auch entwickelt war, zum großen Teil wieder vollständig zurückgebildet.

Auch Blutgefäße erhält in späterer Zeit das Amnion (v. BÄR). Beim Hühnchen wachsen ungefähr am 11. Tage von der Bauchwand des Embryo her Gefäße in das Organ hinein. — Hiermit verlassen wir vorläufig das Amnion; bei der Besprechung der übrigen Eihüllen werden wir noch Gelegenheit haben, auf sein Verhalten in späteren Entwickelungsperioden zurückzukommen.

Seröse Hülle oder Serosa. Der Name wurde zum ersten Mal von v. Bär angewendet; die Mehrzahl der englischen Autoren bezeichnet sie, wie schon erwähnt, als „false amnion“.

Die Art ihrer Entwickelung wurde bereits in den einleitenden Worten klar gemacht. Wir sahen dort, daß sie anfangs aus dem äußeren Blatte der Amnionfalte ihren Ursprung herleitet, später jedoch infolge der weiter über das Ei hin sich erstreckenden Leibeshöhle durch Abspaltung vom Darmdottersack an Umfang zunimmt. Der erste Vorgang wird einen um so größeren Anteil an ihrer Entstehung nehmen, je weniger das Amnion durch das Zusammenwachsen verschiedenartiger Falten sich bildet, sondern vielmehr allein dem Hinüberschieben der Kopffalte nach hinten seinen Ursprung verdankt (z. B. bei Sphenodon).

Es wurde auch schon darauf hingewiesen, daß zwischen der serösen Hülle und dem Amnion eine Verbindung vorhanden ist, die Amnionnaht. (Amnion-Serosaverbindung, sero-amniotic connection, Mitsukuri, Suspensorialband der Amnionblase, Mehnert). Beim Hühnchen ist dieselbe am eingehendsten von Hirota beschrieben worden. Am hintersten und medianen Ende der vorderen Amnionfalte macht sich kurz nach ihrem Auftreten eine deltaförmige, ektodermale Zellmasse bemerkbar, welche das Ektoderm des Amnion und der serösen Hülle unmittelbar miteinander verbindet (Fig. 104 u. 105), und deren Entstehung man sich aus der bei dem Rückwärtswachsen der Falten stetigen medianen Konkrescenz ihrer seitlichen Lippen vorzustellen hat. Sie ist dorsoventral stark verdickt und trennt die beiden extraembryonalen Cölomsäcke, die sich oben im Amnion entgegenwachsen, voneinander; indem die letzteren fortwährend seitlich in sie hineinwuchern, wird sie bikonkav. Bei dem Rückwärtswachsen der Amnionfalte geht der Prozeß einer Neubildung der deltaförmigen Zellmasse sowie das Hineindringen der Leibeshöhle immer weiter von statten, und als Ergebnis hiervon entsteht auf dem Amnion ein langer, schmaler Streifen, die ektodermale Amnionnaht (*an* auf den Figuren).

Dieselbe geht übrigens anfangs nach vorn hin unmittelbar in das rein mesodermale Mesenterium über (*an'* auf Fig. 85), welches durch das Entgegenwachsen der Leibeshöhlensäcke erzeugt wurde; später verschwindet dies aber meistens wieder (Fig. 104) [nur bei den Vögeln, welche einen vorderen Amnionzipfel besitzen, erhält es sich oberhalb desselben ausnahmsweise sehr lange (Fig. 102)], so daß dann an dieser Stelle die seröse Hülle nicht mit dem Amnion zusammenhängt. Nachdem sich am Ende des 2. Tages die Schwanzfalte erhoben hat — in welcher aber nie ein Mesoblastseptum zu finden ist —, entsteht am vordersten ektodermalen Ende derselben ebenfalls eine Verdickung, die vermittelst der Seitenplatte sich mit jener der vorderen Falte verbindet. Dadurch bildet sich ein Ektodermring, der sich desto mehr verdickt, je enger der Amnionnabel wird. Beim Schlusse desselben zwischen der 75.—85. Stunde hat die ektodermale Amnionnaht ihre größte Ausdehnung erreicht und wird von diesem Zeitpunkt an allmählich ersetzt durch die sekundäre Mesodermnaht. Das mittlere Keimblatt, welches das Amnion von außen bekleidet, erhält mit zunehmendem Alter eine netzförmige Struktur, und dieses Netzwerk erreicht am Ende des 4. Tages die Amnionnaht; es greift dann zu beiden Seiten derselben hinüber auf das Mesoderm der serösen Hülle und beginnt gleichzeitig

das Ektoderm der Naht zu durchbrechen. Am 6. Tage beginnt dieser Vorgang, und am 9. oder 10. Tage ist die Ektodermbrücke völlig *durch Mesoderm ersetzt*, so daß von nun an das Ektoderm der serösen Hülle und des Amnion gänzlich voneinander getrennt ist. Die nun vorhandene *Mesodermnaht* verbreitert sich allmählich und wird stellenweise zu einer förmlichen Platte; sie verschwindet, wie man

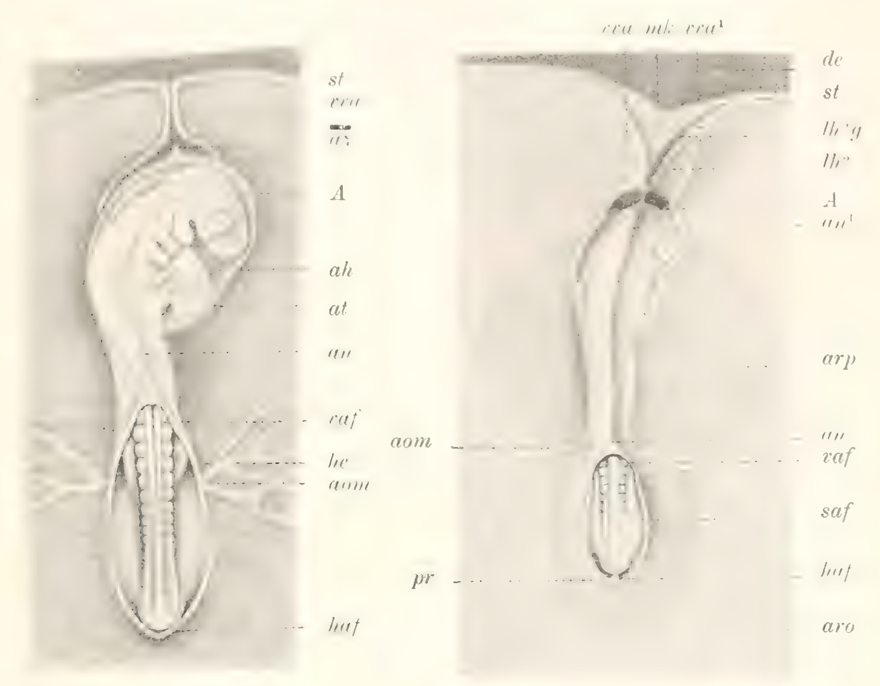


Fig. 104. Fig. 105.

Fig. 104. Embryo von Haliplana fuliginosa Gм. *A* Amnion. *ah* Amnionhöhle. *at* Amniontasche. *az* vorderer Amnionzipfel. *vaf* vordere Amnionfalte. *haf* hintere Amnionfalte. *an* Amnionnaht (über dem vordersten Teile des Embryo bereits verschwunden). *vva* Venae vitellinae anteriores. *st* Sinus terminalis. *aom* Arteria omphalo-mesenterica. *he* Anlage der hinteren Extremität.

Fig. 105. Embryo von Albatros (Diomedea immutabilis Rotsch), von der Rückenseite betrachtet. Die Mesodermflügel haben sich vorne vereinigt, so daß jetzt die ehemals mesodermfreie Stelle des Blastoderms verschwunden ist. Die außerembryonale Leibeshöhle (lh^2) dringt auch in diese Gegend hinein; vorne haben sich die beiden Säcke derselben noch nicht vereinigt, so daß hier also noch ungespaltenes Mesoderm vorhanden ist (*mk*); weiter nach hinten dagegen stoßen sie zusammen und bilden ein mesodermales Mesenterium (an^1), welches später bis zur Nackengegend des Embryo wieder verschwindet, jetzt aber noch unmittelbar in die hintere Amnionnaht (*an*) übergeht. In dem vorderen Teile der Leibeshöhle schimmern die auf der Ventralseite in der visceralen Mesodermlamelle gelegenen Gefäße hindurch; die beiden vorderen Dottervenen (*vva* und vva^1) sind noch weit voneinander getrennt, ein Zeichen, daß der mesodermfreie Teil des Kopfamnion an der unteren Seite noch eine bedeutende Größe besitzt. Die vorderen Venen gehen seitlich in den Sinus terminalis (*st*) über, dessen Kreis zwischen den Venen noch nicht geschlossen ist. Der nach unten abgebogene Kopf ist durch das Amnion zum großen Teil verdeckt, nur das eine Auge schimmert hindurch. *A* Amnion. *vaf* vordere, *saf* seitliche, *haf* hintere Amnionfalte. *pr* Rest des Primitivstreifens. *aom* Arteria omphalo-mesenterica. *arp* Area pellucida. *aro* Area opaca. lh^2g Grenze der außerembryonalen Leibeshöhle. *de* vom mittleren Keimblatt noch freies Dotterentoblast.

früher allgemein annahm, nie, sondern bleibt bis zum letzten Tage der Bebrütung bestehen.

So genau sind diese Vorgänge bei anderen Vertretern der Sauropsiden bis jetzt noch nicht untersucht worden; trotzdem ist es wahrscheinlich, daß fundamentale Unterschiede nicht vorkommen. Die erheblichsten Abweichungen werden jedenfalls durch das frühere oder spätere Einwandern des Mesoderms in das Amnion hervorgerufen: denn davon hängt es ab, ob sich eine ektodermale Naht überhaupt bildet, und wenn sie sich entwickelt, welchen Umfang sie erhält und wie lange sie bestehen bleibt.

Bei solchen Formen, deren ganzes Amnion nur aus einer anfangs von dem äußeren Keimblatte allein gebildeten Falte sich herleitet, stellt die Amnion-Serosaverbindung lange Zeit hindurch eine breite, rein ektodermale Platte dar (Fig. 107): spät dringt das mittlere Keimblatt von beiden Seiten hinein und verschmälert sie, so daß dann erst ähnliche Verhältnisse eintreten, wie man sie beim Hühnchen gleich von vorneherein findet.

In allen bis jetzt bekannten Fällen ist das Endergebnis stets eine von der Nackengegend des Embryo beginnende ektodermale oder sekundär mesodermale Naht des Amnion, die sich bis zum äußersten Ende desselben, bezüglich bis zum Trichter des Amnionganges, wo derselbe vorkommt, erstreckt. Daß diese dauernd während des ganzen Embryonallebens bestehen bleibt, weiß man mit Bestimmtheit vom Hühnchen und einigen Schildkröten; es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß weitere Untersuchungen die Persistenz derselben bei einer größeren Anzahl, wenn nicht sogar bei allen, Sauropsiden nachweisen werden. Auf ihre Beziehungen zu den späteren Schicksalen der Eihüllen wird noch später zurückzukommen sein.

Die seröse Hülle setzt sich, wie wir sahen, aus einer inneren mesodermalen und einer äußeren ektodermalen Schicht zusammen. An der Oberfläche der letzteren läßt sich meistens eine Lage differenter Zellen unterscheiden, welche Mehnert Teloderm nannte, und die wohl gleichbedeutend ist mit der von Hubrecht als Trophoblast bezeichneten Schicht. Sehr auffallend ist dieselbe bei Sphenodon und beim Chamäleon (Fig. 106 u. 101). Bei ersteren wird sie schon sehr frühzeitig sichtbar; man findet sie bereits zu einer Zeit, wenn die späteren Amnionfalten sich erst durch eine ganz geringe Erhöhung oder selbst nur durch eine seichte, den Embryonalschild umgebende Furche kenntlich machen, außerhalb derselben; da sie nicht auf den Embryo selbst übergehen, so kann man durch sie scharf den extraembryonalen von dem embryonalen Teile des Blastoderms unterscheiden (Fig. 106). Später, wenn diese äußeren Serosazellen nach dem Schluß der Amnionfalten eine einheitliche Schicht darstellen, können sie bedeutende Dimensionen annehmen, wobei sich gleichzeitig ihre Grenzen vertiefen und ihre Kerne an die Basis rücken (Schauinsland, 1899) [Fig. 107].

Man wird kaum fehlgehen, wenn man diese Zellen als Vorläufer des Chorionektoderms betrachtet (Schauinsland), welches bei den Säugetieren eine so große Rolle spielt, und sie mit jenen „Zottenzellen“ vergleicht, welche Selenka (1892) am Chorion der Beuteltiere beschreibt, wo sie bereits der Ernährung des Embryo dienen, ohne dabei jedoch mit dem mütterlichen Uterusepithel schon zu verschmelzen. In Bezug darauf ist es jedenfalls sehr beachtenswert, daß auch bei

den Sauropsiden die äußeren Serosazellen ernährende Funktionen übernehmen können. Kommt es zur Entstehung eines besonderen Organs für die Resorption des Eiweißes, so bilden sie das auskleidende Epithel dieses „Eiweißsackes“, und es wäre wohl einer genaueren Untersuchung wert, inwieweit sie sich auch beim Fehlen einer solchen speciellen Einrichtung an der Aufnahme des Eiweißes beteiligen; daß sie daran sich bethätigen, ist jedenfalls äußerst wahrscheinlich.

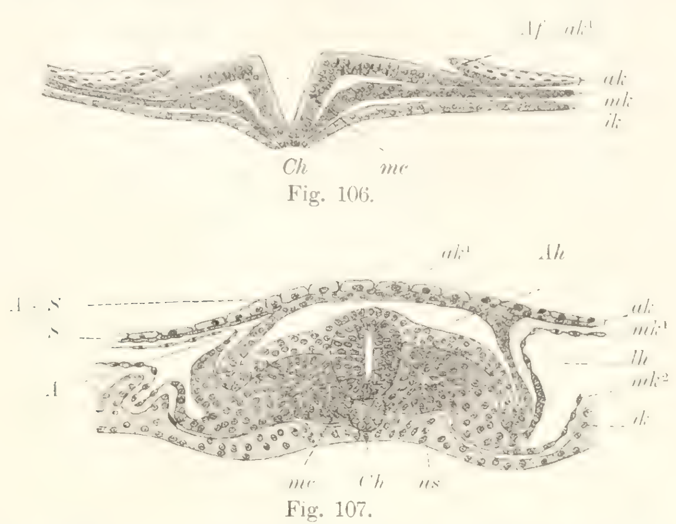


Fig. 106.

Fig. 107.

Fig. 106 und Fig. 107. Zwei Querschnitte durch einen jüngeren (Fig. 106) und einen älteren (Fig. 107) Embryo von Sphenodon. *A* Amnion. *Ah* Amnionhöhle. *Af* Amnionfalten. *S* seröse Hülle. *A+S* Amnion und seröse Hülle noch miteinander verschmolzen. *Ch* Chorda. *mc* Medullarkanal. *us* Ursegment. *lh* Leibeshöhle. *ak*, *ik*, mk^1 und mk^2 äußeres, inneres und mittleres Keimblatt. ak^1 äußerste Lage großer Zellen der Ektodermschicht der serösen Hülle.

Eine noch größere Annäherung an die höheren Formen zeigen hierin aber jene lebendig gebärenden Vertreter der Sauropsiden (Seps etc.), bei denen wirklich bereits eine innige Vereinigung des Embryo mit dem mütterlichen Körper stattfindet, wobei das Serosaepithel schon eine ganz ähnliche Rolle spielt wie die äußeren Chorionzellen der Säugetiere. Diese Verhältnisse werden bei der Allantois noch näher zu schildern sein.

Wir sind eben bereits etwas auf die Funktion der einen der bis jetzt betrachteten Eihüllen eingegangen; wenn dabei hingewiesen wurde, daß die seröse Hülle unter Umständen einen gewissen Einfluß auf die Ernährung erhalten kann, so ist es dennoch wohl zweifellos, daß man bei den Sauropsiden sowohl in der Serosa als auch im Amnion vor allem ein Schutzorgan zu sehen hat, welches dazu dient, den Embryo nach Möglichkeit vor äußeren Einflüssen zu behüten. Daß zu diesem Zwecke namentlich die mit Flüssigkeit erfüllte und wie ein Puffer wirkende Amnionblase in hohem Grade befähigt ist, liegt auf der Hand.

Andererseits ist dieselbe jedenfalls aber auch für die Formentwickelung des Embryo von großer Wichtigkeit. Dadurch daß derselbe in Amnionwasser fast frei schwebt, wird er in einer für die

normale Gestaltung des Tieres notwendigen Gleichgewichtslage erhalten. Dieselbe wird, sobald die Entwickelung im Wasser verläuft, bereits durch das umgebende Medium bedingt, bei den übrigen Formen jedoch muß sie erst durch das Wasserbad des Amnion, in welchem der Embryo schwimmt, besonders geschaffen werden.

Schließlich ist noch eine andere eigentümliche Funktion des Amnion zu erwähnen. Schon v. Bär sah regelmäßige Kontraktionserscheinungen des Amnionsackes beim Hühnchen, und später sind dieselben durch Preyer näher untersucht worden. Dieser fand, daß am 5.—8. Bruttage mit steigender Energie innerhalb des Amnion ein „Schaukeln" des Embryo um den Nabel als festen Punkt in ungleichen Intervallen — meistens sind es 16 Schwingungen in der Minute — auftritt. Dabei ziehen sich die Muskelfasern zunächst an dem einen Ende des Amnionsackes, in welchem der Embryo flottiert, zusammen und schleudern die Flüssigkeit mitsamt dem Hühnchen an das andere Ende; dann kontrahieren sich wieder hier die Muskeln und werfen den Embryo in die vorige Lage zurück und so geht es minutenlang fort. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Ursache, welche die Amnionkontraktionen auslöst, in einem Reize zu suchen ist, welchen der Embryo durch seine eigenen Bewegungen, durch ein Ausschlagen mit den Füßen etc. auf das Amnion ausübt. Das „Schaukeln" ist daher nicht als eine aktive, aber auch nicht als eine rein passive Bewegung aufzufassen.

Am 11. Tage scheint das Maximum der Amnionkontraktionen stattzufinden, später werden die Schwingungen seltener und träger und gleichen mehr einem ruhigen Wogen. In den letzten Tagen haben sie völlig aufgehört, schon aus dem Grunde, weil der Platz dazu fehlt; wir sahen auch, daß in dieser Zeit die Muskulatur des Amnion zum größten Teil zurückgebildet wird.

Aehnliche Eigenbewegungen des Amnion bemerkte Mehnert bei Schildkröten (Emys lutaria taurica).

Derselbe Beobachter stellt auch eine Hypothese über die Funktion des Amnionganges auf. Er glaubt, daß derselbe für Chelonierembryonen, welche sich unter ständig wechselnden, oft hohe Schwankungen aufweisenden Wärmebedinguugen entwickeln müssen, eine physiologische Notwendigkeit sei. Bei der oben genannten Emys habe er die Bedeutung eines Sicherheitsventils gegen die Folgen wechselnder zu starker Insolation, und zwar diene er dabei zunächst als ein Druck ausgleichender Kanal, indem er den Innendruck der Amnionblase in Uebereinstimmung bringt mit dem konstanten Druck des Eiweißraumes, dann aber sorge er auch durch ständige Zuleitung aus dem Wasserreservoir des Eiweißraumes dafür, daß eine infolge rascherer Verdunstung eintretende Abnahme der Amnionflüssigkeit unmöglich werde, und spiele somit die Rolle eines die Wassermenge der letzteren regulierenden Organs.

So einleuchtend dieser Erklärungsversuch erscheint, so wird derselbe dadurch zweifelhaft, daß neuerdings der Amniongang ja auch bei Vögeln aufgefunden wurde, bei denen sich der Embryo doch unter sehr gleich bleibenden Wärmeverhältnissen entwickelt; die physiologische Bedeutung des Ganges kann daher vor der Hand wohl noch nicht mit Bestimmtheit angegeben werden.

Die Frage nach dem Ursprunge des Amnion und der serösen Hülle hat bis jetzt noch keine ganz befriedigende Antwort erhalten. Wir wissen zwar, daß ihre Entstehung offenbar zusammenhängt mit dem Verlegen der Eientwickelung vom Wasser auf das Land, und wir sehen auch ein, daß bei diesem Wechsel des das Ei umgebenden Mediums durchaus eine neue schützende Hülle notwendig wurde, und eine Vorkehrung getroffen werden mußte, um die so stark veränderten Druckverhältnisse — da die Luft ja viele hundertmal specifisch leichter ist als Wasser — auszugleichen und dem Embryo die notwendige Gleichgewichtslage zu schaffen: wie dieser Vorgang aber bei der phylogenetischen Entwickelung von den Anamniern zu den Amnioten verlaufen ist, blieb uns unklar.

Man hat versucht (Balfour, A. L. II)), die Entstehung des Amnion allein durch die Entwickelung der Allantois zu erklären. Hiernach erhob sich gleichen Schrittes mit der Allantois eine Falte der Somatopleura rings um den Embryo, in welche hinein sich jene ausdehnte. Da es offenbar von Vorteil war, daß die Falte so groß wie möglich wurde, um der Allantois noch mehr Raum zu schaffen, so wuchs sie, von dieser gedrängt, immer weiter und vereinigte sich schließlich auf der dorsalen Seite des Embryo. Nun war es für die Funktion der Allantois als Atmungsorgan von größter Wichtigkeit, wenn sie so nahe wie möglich an der Eioberfläche ihren Platz hatte und daher fand allmählich eine Trennung zwischen den beiden Abschnitten der Amnionfalte (dem wahren Amnion und der serösen Hülle) statt, die über dem Embryo einen freien Raum zwischen sich ließen.

Dieser Anschauung gegenüber ist zu bemerken, daß die Allantois immer erst nach dem Auftreten der Amnionfalten, ja meistens sogar erst kurz vor dem Schlusse derselben erscheint und daher nicht die Veranlassung zu ihrer Entwickelung gegeben haben kann.

Dann glaubte man (v. Beneden und Julin, 1884), in dem Einsinken des Embryo in den flüssigen Dotter die Ursache für die Erhebung der schützenden Falten zu sehen.

Semon (1894) machte dagegen die berechtigte Einwendung, daß der Embryo anfangs specifisch leichter sei als der Dotter und daher das Einsinken nicht die primäre Veranlassung gewesen sein könne.

Selenka war der Ansicht, daß das Amnion zu den Organen gehöre, deren Gestaltung sich auf rein mechanische Anstöße zurückführen lasse, die gewissermaßen passiv entständen. Die hintere Amnionfalte oder das Rumpfamnion verdankt nach ihm dem Hervorwachsen der Allantois ihren Ursprung, welche, schon gewaltig ausgedehnt durch die Aufnahme des embryonalen Harns, auch noch zur Vermittelung des Gasaustausches herangezogen wurde und bei ihrer dadurch notwendig gewordenen weiteren Vergrößerung das Mesoderm spaltete, das somatische Blatt derselben mit dem darüber liegenden Ektoderm zu einer Falte ausbuchtete und es zwang, sich von hinten her über den Rumpfteil des Embryo herüberzuschieben. Die vordere Amnionfalte, das Kopfamnion, dagegen bildete sich allein durch Einstülpung der Eiwand infolge der Scheitel- und Nackenbeuge und ist somit auch mechanisch direkt bedingt. — Jene vorderen und hinteren auf verschiedene Weise entstandenen Falten wüchsen dann zu dem einheitlichen Amnion zusammen.

Diese mechanischen Erklärungsversuche des Amnion werden wohl auch noch heute mit Vorliebe angewendet. Allerdings wies Semon (1894) und zwar sicher wohl mit Recht, darauf hin, daß das Amnion nicht lediglich als ein durch Umgestaltung benachbarter Organe mechanisch entstandenes Gebilde zu betrachten sei, sondern als ein Schutzorgan, das als solches und um seiner selbst willen durch Zuchtwahl erworben wurde beim Uebergang der aquatischen Lebensweise und Eiablage zur terrestrischen.

Schon früher hat man die Ansicht ausgesprochen (O. Hertwig u. a.), daß die einzelnen Faltenkomplexe des Amnion nur als Teile einer Ringfalte anzusehen seien. Die Amnionbildung des Chamäleon unterstützt dieselbe jedenfalls in hohem Grade.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Entwickelung des Amnion, wie sie Chamäleo zeigt, der ursprünglichen Entstehungsweise dieses Organs noch sehr nahesteht. Man mag dagegen nicht einwenden, daß das Chamäleon durchaus keine so niedere Organisation aufweise und eine aberrante Form darstelle; denn es kann im übrigen noch so sehr cänogenetisch verändert sein und in diesem einen Punkt dennoch primitive Verhältnisse sich bewahrt haben.

Es erscheint einleuchtend, daß es am zweckmäßigsten war, wenn beim Uebergang vom Wasser zum Landleben die noch fast gar nicht differenzierten Embryonalanlagen durch eine einzige Falte rasch und vollständig gegen äußere Einflüsse geschützt wurden. Der Ursprung des ganzen, später so komplizierten Amnion ist bei diesen Erwägungen also auf eine Falte zurückgeführt und, wenn auch nicht erklärt, so doch jedenfalls ebenso leicht (oder ebenso schwer) verständlich wie jede andere Faltenbildung, welche die Formengestaltung und die Organbildung des werdenden Embryo einleitet.

Diese primitive Form des Amnion (die übrigens selbst noch bei sehr hochstehenden Tieren sich wiederfindet — z. B. bei Semnopithecus pruinosus, Selenka 1901 — wenn sie dort auch in abgekürzter Weise bisweilen nicht mehr durch Faltenbildung, sondern durch Abspaltung — Hubrecht — entstehen kann) ist dann bei den verschiedenen Vertretern der Amnioten auf mannigfache Weise verändert worden. Der hauptsächlichste Faktor scheint dabei die zeitliche Verschiebung (Schauinsland) gewesen zu sein, worauf oben bereits hingewiesen wurde. Trat z. B. das Amnion auf, wenn bereits eine Kopfbeuge des Embryo vorhanden war oder sich wenigstens bald danach einstellte, so mußte das Kopfamnion eine beträchtliche Ausdehnung erreichen; eilte die Falte desselben rasch nach hinten, so konnten besondere Seiten- und Schwanzfalten gar nicht oder nur schwach entwickelt werden. Beginnt die Entstehung des Amnion früh, noch bevor die außerembryonale Leibeshöhle sich überhaupt entwickelt oder eine größere Ausdehnung erhalten hatte, so bleibt die Falte anfangs rein ektodermal; erfolgt sie später, so beteiligt sich das mittlere Keimblatt sofort an ihrer Zusammensetzung. Ebenso muß der ventrale Teil des Kopfamnion (Proamnion) anfangs nur aus dem äußeren und inneren Keimblatte bestehen, wenn der vordere Teil des Embryo bereits zu einer Zeit durch die Grenzfurche abgehoben wurde und nach vorne über das Blastoderm herüber wuchs, wenn das mittlere Keimblatt sich dort hinein noch nicht ausbreiten konnte.

Allantois.

Verhältnismäßig früh, immer aber erst, nachdem das Amnion bereits einen großen Teil seiner Entwickelung durchlaufen hat, meistens sogar nicht lange vor dem Schlusse desselben (mit Ausnahme von denjenigen Tieren, bei welchen dieser Vorgang in die allerersten Stadien verschoben ist, wie beim Chamäleon), entsteht die Allantois oder der Harnsack. Bei den Vögeln — beim Hühnchen am Ende des 2. Tages — bemerkt man auf der Unterseite des Embryo die Allantoisanlage als eine kleine Einbuchtung gerade in der Medianlinie und an der Grenze zwischen der embryonalen und außerembryonalen Region (Fig. 97 und 108). Sie ist ausgekleidet von dem inneren Keimblatte und umgeben vom Mittelblatte, das sich an dieser Stelle gerade in seine parietale und viscerale Lamelle spaltet. In der Mittellinie, wo die Entodermgrube fast das äußere Keimblatt der hinteren Grenzrinne, welche die Anlage des Schwanzes (Fig. 108) von dem übrigen Blastoderm abhebt, erreicht, ist diese Bekleidung mit Mesoderm geringer als an den seitlichen Partien der Einbuchtung. Die Allantoisgrube ist also eigentlich weiter nichts — und aus späteren Stadien ergiebt sich das noch deutlicher — als eine Ausstülpung des hintersten, jetzt aber noch nicht eingefalteten Teiles des Enddarmes, welche später als Kloake bezeichnet wird.

Fig. 108.

Fig. 108. Medianer Längsschnitt durch das hintere Körperende eines Vogelembryo (Haliplana fuliginosa Gm.) von etwa dem gleichen Alter wie der in Fig. 97 dargestellte. *Alb* Allantoisbucht. *Ch* Chorda. *Chk* Chordakanal im Anfangsteil der Chorda und im Zusammenhang mit dem Canalis neurentericus. *mc* Medullarkanal. *Cn* Canalis neurentericus. *ck* Caudalknoten (Anlage des Schwanzes). lh^2 außerembryonale Leibeshöhle. *ak*, *ik*, äußeres, inneres Keimblatt. mk^1 und mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes.

Die Allantoisanlage wird nun, während der Enddarm sich abgrenzt, allmählich nach vorn verschoben, indem einerseits der sie von hinten begrenzende Wulst sich nach vorn umbiegt, andererseits die Schwanzknospe weiter nach hinten auswächst. Sie hat dann eine derartige Lage, daß sie unmittelbar von der vorderen Wand des Enddarmes ausgeht (Fig. 109) und zeigt jetzt auch eine starke Verdickung ihrer Mesodermbekleidung, welche Gasser, dem wir die erste richtige Beschreibung dieser Verhältnisse verdanken, als Allantoishöcker bezeichnet (Fig. 109, 110, 98). Der Hohlraum der Allantois, die Allantoisbucht Gasser, dringt in diesen Höcker nach vorn hinein und überholt ihn bald an Schnelligkeit der Entwickelung, so daß dadurch die Allantoiswand immer dünner wird. Das ganze Organ, jetzt schon nicht mehr ein Höcker, sondern bereits eine Hohlkugel, wächst zunächt in die Leibeshöhle hinein, sich dabei nach der rechten

Seite umbiegend, hat dort aber bald keinen Platz mehr und erstreckt sich dann zwischen Darm- und Hautstiel in das außerembryonale Cölom. In diesem wächst die Blase, welche durch einen h o h l e n S t i e l, den H a r n g a n g oder U r a c h u s, mit dem Enddarme zusammenhängt, zwischen Amnion und seröser Hülle stetig weiter.

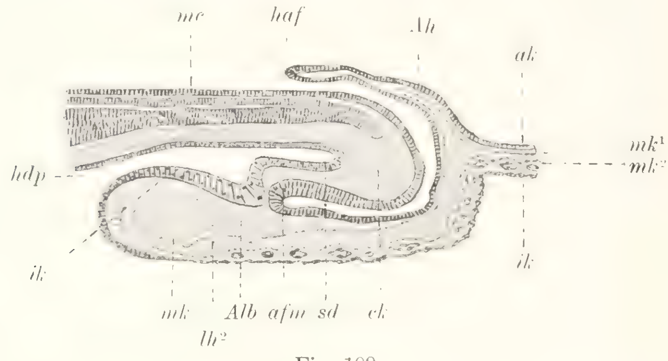


Fig. 109.

Fig. 109. Medianer Längsschnitt durch das hintere Leibesende eines Hühnchens (aus der zweiten Hälfte des 3. Bruttages) nach DUVAL. *Alb* Allantoisbucht. *sd* Schwanzdarm. *hdp* hintere Darmpforte. *A* Amnion. *Ah* Amnionhöhle. *haf* hintere Amnionfalte. *afm* Aftermembran. lh^2 außerembryonale Leibeshöhle. *ck* Caudalknoten, Anlage des Schwanzes. *ak*, *ik*, mk^1, mk^2 äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. (Die Führungslinien für *Ah*, *sd* und *Alb* sind etwas zu kurz.)

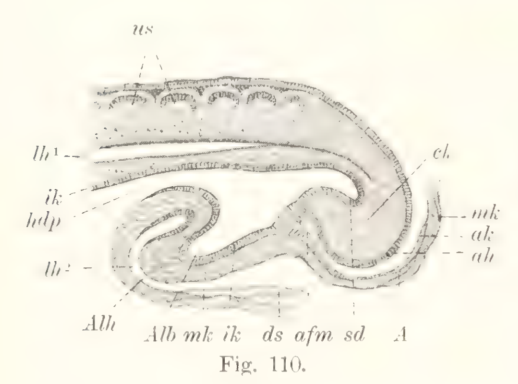


Fig. 110.

Fig. 110. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryo vom Ende des 3. Bruttages, nach GASSER. *Alb* Allantoisbucht, Anlage der Allantois h ö h l e. *Alh* Allantoishöcker, Anlage der Allantois w a n d. *sd* Schwanzdarm. *hdp* hintere Darmpforte. *afm* Aftermembran, Stelle des späteren Afters. *ck* Anlage des Schwanzes. lh^1 Leibeshöhle. lh^2 außerembryonale Leibeshöhle. *us* Ursegmente. *A* Amnion. *ah* Amnionhöhle. *ds* Dottersackwand. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt.

Die Wand der Allantoisblase besteht, wie wir sahen, aus einer inneren entodermalen und einer äußeren mesodermalen Schicht. RAVN (1898) machte darauf aufmerksam, daß auf die c a u d a l e n und teilweise auch auf die s e i t l i c h e n Flächen ihres Stieles eine kurze Strecke weit die Amnionfalte sich erstrecke (schon frühe Stadien zeigen einen solchen Zusammenhang der Allantoisknospe mit der hinteren Amnionfalte, z. B. auch die Figg. 109 und 110) und daß daher diese Stelle einen Ueberzug von Ektoderm besitze; er wies dabei gleichzeitig auf die Aehnlichkeit dieses Stieles mit dem menschlichen Bauchstiele hin.

Die eben geschilderte Entstehung der Allantois scheint für die Mehrzahl der Sauropsiden, soweit sie genauer untersucht sind, typisch zu sein; so sagt z. B. MITSUKURI 1891, daß eine Darstellung der Allantois-

entwickelung beim Hühnchen ohne weiteres auch zur Schilderung desselben Prozesses bei den Schildkröten benutzt werden könnte.

Strahl zeigte (1881, 1882, 1883), daß daneben aber doch noch ein anderer Modus der Allantoisentwickelung vorkommen könne. Er wies nach, daß bei Lacerta agilis, vivipara und viridis die Allantois als ein solider Zapfen am hinteren Körperende entsteht und ihren Ursprung eigentlich vom letzten Ende des hinter dem neurenterischen Kanal gelegenen Primitivstreifens herleitet. Dieser Teil des Streifens zerfällt nämlich in zwei Abschnitte, von denen der vordere den Endwulst oder Caudalknoten, der hintere die Allantois liefert (Fig. 94, 88, 117). Die

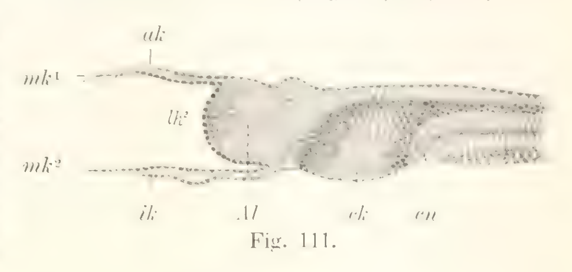


Fig. 111.

Fig. 111. Längsschnitt durch einen jüngeren Embryo von Lacerta agilis, nach Strahl. *Al* Allantois (noch völlig ohne Höhlung). *ck* Caudalknoten (Endwulst), Anlage des Schwanzes. *cn* Gegend des Canalis neurentericus. *lh²* außerembryonale Leibeshöhle, *ak*, *ik*, *mk¹*, *mk²* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt.

Anlage derselben ist bereits vorhanden, ehe noch eine Spaltung des mittleren Keimblattes an dieser Stelle eingetreten ist; dieselbe erfolgt erst später, und damit liegt dann auch die Allantois in der extraembryonalen Leibeshöhle (Fig. 111). Die bis dahin völlig kompakte Zellmasse der Allantoisanlage erhält darauf einen anfangs unregelmäßig gestalteten, dann ovalen Hohlraum und zwar unabhängig vom Darmrohre. Eine Kommunikation mit diesem tritt erst später auf, und nun stellt auch die Lacerta-Allantois eine aus dem inneren und mittleren Keimblatte gebildete Hohlkugel dar, die im Verlaufe ihrer weiteren Entwickelung ähnlich wie bei den Vögeln eine Wanderung unten um den Endwulst herum ausführt. Sie rückt von ihrem Platze am hintersten Ende des Embryo an die Ventralseite desselben und erscheint dort wie beim Hühnchen als eine Blase, welche durch kurzen Stiel mit dem Enddarme in Verbindung steht und sich auch ebenso wie bei diesem nach der rechten Seite herüberneigt und zwischen Amnion und seröser Hülle weiterwächst.

Die Figg. 88, 112—115, 120, 94, 111, welche zumeist nach Präparaten von Lacerta muralis, einer Form, die keine großen Abweichungen von den oben genannten Species aufweist, angefertigt worden sind, werden diese Angaben erläutern.

Corning (1895) bestätigte dieselben nicht nur bei den von Strahl untersuchten Lacertaarten, sondern er fand denselben Entwickelungsmodus auch bei Anguis fragilis und Tropidonotus natrix. Nur die Zeit des Auftretens der Allantoisanlage variiert ziemlich beträchtlich, denn während bei Lacerta dieselbe in einem Stadium mit 5—6 Ursegmenten bereits vorhanden ist, erscheint sie bei Anguis erst dann, wenn bereits deren einige zwanzig gezählt werden können.

Den eben geschilderten, etwas abweichenden Entwickelungsgang der Allantois zu verstehen, dürfte wohl kaum eine Schwierigkeit bereiten; bei dem späteren Auftreten eines Lumens in der anfangs soliden Knospe handelt es sich offenbar nur um eine ähnliche zeitliche Verschiebung, wie dieselbe ja auch nicht selten bei anderen, zunächst kompakt angelegten, später sich aushöhlenden Organen, die sonst in der Regel als

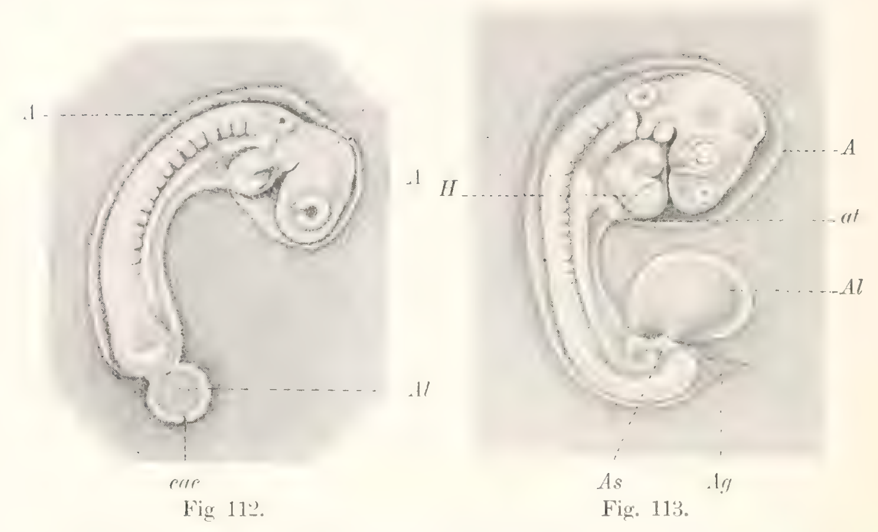


Fig 112. Fig. 113.

Fig. 112. Embryo von Lacerta muralis von oben. *A* Amnion. *Al* Allantois liegt noch am äußersten Ende des Körpers in der Verlängerung desselben nach hinten. *cac* Kommunikation der Allantoishöhle mit dem außerembryonalen Cölom.

Fig. 113. Aelterer Embryo von Lacerta muralis, von oben betrachtet. *A* Amnion. *at* Amniontasche. *ag* Amniongang (a u s n a h m s w e i s e in solcher Größe vorhanden). *Al* Allantois, bereits an die Ventralseite des Embryo gelangt. *As* Allantoisstiel.

hohle Faltenbildungen sich entwickeln (z. B. das Rückenmark der Fische), ausnahmsweise vorkommt.

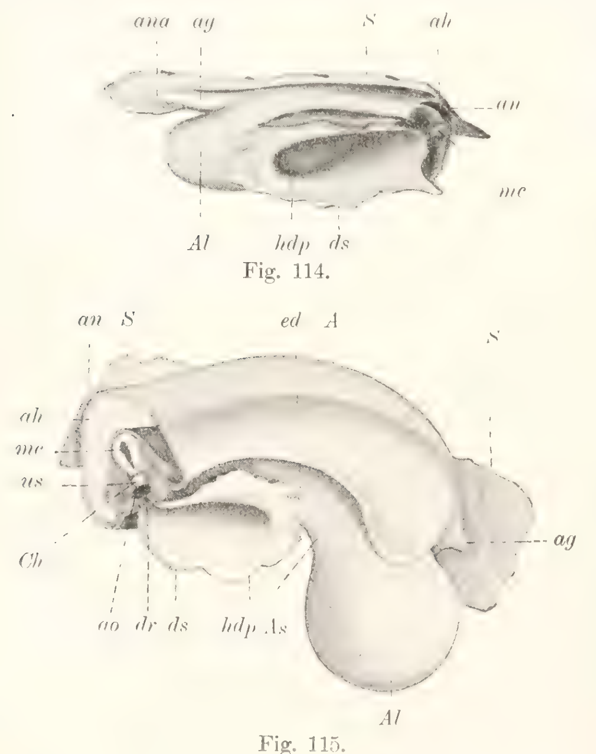


Fig. 114.

Fig. 115.

Fig. 114 und Fig. 115. Abbildungen zweier Präparate des hinteren Leibesendes von einem jüngeren und einem älteren Embryo von Lacerta muralis, um an ihnen die Lage der Eihäute zu zeigen. Vergr. 38 : 1. *Al* Allantois — in Fig. 114 liegt dieselbe noch in der Verlängerung der Körperachse, in Fig. 115 ist sie schon nach der Ventralseite des Embryo heruntergerückt. *As* Allantoisstiel. *ed* Enddarm. *hdp* hintere Darmpforte. *dr* Darmrinne. *ds* Dottersackreste. *A* Amnion. *ah* Amnionhöhle. *ag* Amniongang. *ana* Amnionnabel. *an* Amnionnaht, Verbindungsstelle des Amnion mit der serösen Hülle (*S*), die zum größten Teil entfernt ist. *mc* Medullarkanal. *Ch* Chorda. *us* Ursegment. *ao* Aorta.

Unklar dagegen sind bis jetzt einige andere Erscheinungen, welche ebenfalls an der Allantois von Lacerta auftreten. Zu einer gewissen, ziemlich frühen Zeit, wenn die Allantois noch nicht völlig an die ventrale Seite des Embryo gelangt ist, finden sich Durchbohrungen ihrer Wand in wechselnder Zahl, welche die Allantoishöhle mit der außerembryonalen Leibeshöhle in unmittelbare Verbindung setzen (Fig. 112 und 116; CORNING, 1895, JANOSIK, 1896). Außerdem kommt noch eine weitere Kommunikation und zwar zwischen Allantois- und Amnionhöhle, ungefähr in der Achse des Embryo und distal von dem sich erhebenden Schwanzende gelegen, vor (C. K. HOFFMANN, JANOSIK), welche STRAHL Canalis amnio-allantoideus nannte. So lange der neurenterische Kanal noch offen steht, kann man demnach aus dem Rückenmarkskanal durch die Allantois nach der Amnionhöhle gelangen (SCHAUINSLAND, Fig. 116).

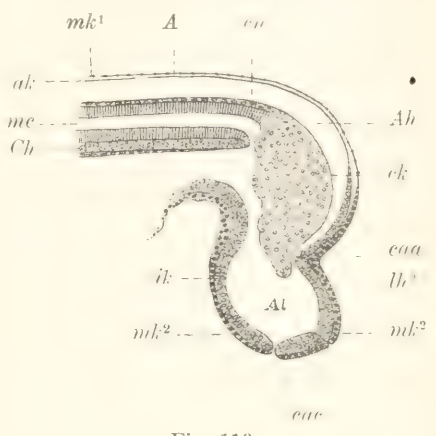


Fig. 116. Medianer Längsschnitt durch das Hinterende eines Embryo von Lacerta muralis. *Al* Allantois. *cac* Kommunikation der Allantois mit der außerembryonalen Leibeshöhle. *A* Amnion. *Ah* Amnionhöhle. *caa* Kommunikation zwischen der Allantois- und Amnionhöhle. *cn* Canalis neurentericus. *mc* Medullarkanal. *Ch* Chorda. lh^2 außerembryonale Leibeshöhle. *ck* Caudalknoten, Anlage des Schwanzes. *ak* äußeres Keimblatt. *ik* inneres Keimblatt. mk^1 parietale, mk^2 viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes.

Fig. 116.

Endlich soll auch noch ganz vorübergehend eine Verbindung des Amnionallantoiskanales mit der außerembryonalen Leibeshöhle vermittelst eines zwischen dem Ekto- und Mesoderm des Amnion befindlichen Spaltes vorhanden sein (JANOSIK).

Alle diese Kommunikationen verschwinden später aber vollständig.

Sobald die Allantois sich nach der rechten Seite hin in stärkerem Maße zwischen der serösen Hülle einerseits und dem Amnion sowie dem Dottersack andererseits auszubreiten beginnt, ist sie gezwungen, ihre vorherige, mehr oder weniger deutliche Blasen- oder Birnform aufzugeben, sie plattet sich ab und wird ein hohles, mit Flüssigkeit erfülltes Organ, dessen Lumen ziemlich zusammengepreßt ist und an dem man ein äußeres und ein inneres Blatt unterscheiden kann (Fig. 117). Das erstere legt sich der serösen Hülle von unten fest an und verwächst bald — beim Hühnchen, auf das sich diese Schilderungen in erster Linie beziehen, am 5. Tage — mit ihr, und von jetzt ab erlangen die beiden vorher gleich gebauten Blätter eine verschiedene Ausbildung, entsprechend der ungleichartigen Funktion, welche sie zu übernehmen haben, indem das äußere Respirationsorgan wird, das innere aber mechanische Bedeutung erhält.

Das äußere Blatt ist nunmehr aus einem inneren, vom Entoderm abstammenden und einem äußeren, von der serösen Hülle herrührenden Epithel zusammengesetzt; dazwischen liegen 2 von der

Allantois und von der Serosa gelieferte Mesodermlagen, die sich bald fest zu einer Schicht vereinigen. Es zeichnet sich überdies durch einen außerordentlichen Reichtum an Blutgefäßen aus, wodurch es zu seiner respiratorischen Thätigkeit an der Oberfläche des Eies hervorragend geeignet wird.

Am inneren Blatte entwickeln sich im Mesoderm glatte Muskelfasern (H. Virchow), die entweder zu einander parallel oder auch unregelmäßig, bisweilen sternförmig angeordnet sind. Da das Blatt seinerseits mit dem darunter befindlichen Amnion verwächst (H. Virchow), — beim Hühnchen am 7. Tage — so verschmelzen die Muskellagen der beiden Organe ebenfalls miteinander; die ganze reiche Muskulatur der Amnion-Allantoisverwachsung wird aber gegen Ende der Bebrütung wieder fast vollständig zurückgebildet. Uebrigens findet dort, wo der Anfangsteil der Vena und Arteria umbilicalis (s. weiter unten) gelegen ist, keine Verwachsung statt und in diesen Raum schiebt sich später ein zungenförmiges Divertikel des Dottersackes hinein.

In den allerletzten Tagen der Bebrütung findet schließlich noch eine Verschmelzung des inneren Blattes mit dem Dottersack statt.

Ein Umstand ist noch zu erwähnen, durch den die Verhältnisse der Allantois bei ihrem allmählichen Umwachsen des ganzen Eies recht kompliziert werden. Dieser Vorgang kann nämlich nicht so glatt von statten gehen, denn bei dem weiteren Vordringen der Allantois von der rechten Körperseite aus zwischen Amnion und Serosa stellt sich ihr die Verbindungsnaht dieser beiden Hüllen entgegen, von der wir oben sahen, daß sie dauernd erhalten bleibt, und zwingt sie, sich an ihr seitlich vorüberzuschieben und dabei in Falten und Lappen zu legen. Da diese wieder miteinander verschmelzen, so werden dadurch äußerst verwickelte und schwer verständliche Zustände hereigeführt, die uns Mitsukuri bei Schildkröten und Hirota beim Hühnchen eingehend geschildert haben; hier mag es genügen, daraus nur anzuführen, daß beim Hühnchen dabei zwei Allantoislappen entstehen (bei Clemnis sind es sogar deren drei), welche jenseits des hinteren Endes der Amnion-Serosaverbindung sich teilweise übereinanderlegen, dabei miteinander verschmelzen und dadurch zur Bildung eines Interallantoisseptum (Hirota) Veranlassung geben, welches die Hohlräume der beiden Allantoislappen voneinander scheidet.

Indem nun die Allantois in Gestalt der eben genannten Lappen sich immer weiter distal verschiebt, trifft sie auf den eingedickten Rest des Eiweißes, welcher sich nach der Mitte der Brütezeit in die Gegend des spitzen Eipoles zurückgezogen hat. Sie dringt dann nicht zwischen Dottersack und Eiweiß weiter vor, sondern schiebt sich zwischen Eiweiß und Schale hindurch. Sie erzeugt infolgedessen eine Falte der serösen Hülle (Fig. 117), und indem diese sich schließt, entsteht eine mit Eiweiß angefüllte Höhle, der Eiweißsack (H. Virchow).

Seine äußere Wand besteht (Fig. 117) aus der Allantois oder, genauer gesagt, aus einem Abschnitte derselben, welcher einen Uebergang des inneren Blattes zum äußeren darstellt (Eiweißsackallantois, Fülleborn) und seine innere aus der serösen Hülle, deren ektodermales Epithel — namentlich bei den Singvögeln — papillen- und zottenförmig nach innen vorspringt und die Resorption des Eiweißes übernimmt. Wegen dieser Zotten und in

Bezug auf ihre Funktion hat Duval, welcher dieses Organ zuerst und in grundlegender Weise geschildert hat, es Placenta genannt.

Anknüpfend an die obige Beschreibung muß die Arbeit Gasco's (1894) erwähnt werden, in der die Behauptung aufgestellt wird, daß die Allantois der Vögel in keine näheren Beziehungen zu dem von der serösen Hülle gebildeten Eiweißsacke trete. Wenn die Allantois mit der unteren Hälfte des Eiweißsackes in Berührung käme, so geschähe das lediglich aus Raummangel; die Beziehungen zwischen beiden Organen blieben thatsächlich nur äußerlicher Natur. — Es wäre zu wünschen, daß spätere Arbeiten hierüber endgültig Klarheit schaffen möchten.

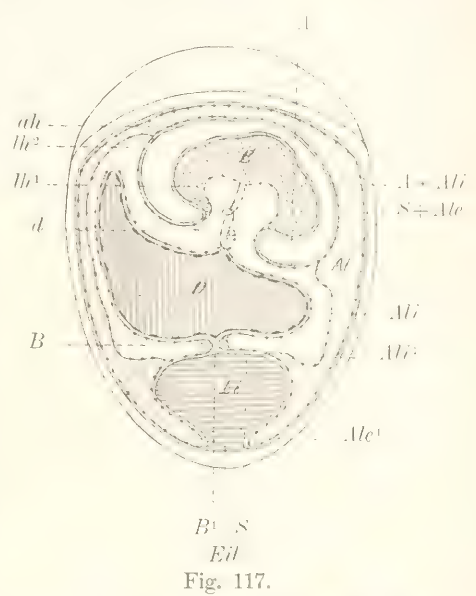


Fig. 117.

Fig. 117. Schema der Eihäute des Hühnchens mit geringen Veränderungen, nach H. Virchow (und Duval). Embryo (*E*) punktiert; Allantois (*Al*) dunkler gefärbt; Dottersack (*D*) senkrecht gestrichelt; Eiweißsack (*Ei*) horizontal gestrichelt. Aeußeres Keimblatt ist durch eine glatte, inneres (bei der Allantois fortgelassen) durch eine gestrichelte, mittleres Keimblatt durch eine punktierte Linie dargestellt. *A* Amnion. *ah* Amnionhöhle. *Ale* äußeres, *Ali* inneres Blatt der Allantois. *S* seröse Hülle. *A*+*Ali* Amnion mit dem inneren Allantoisblatt verwachsen. *S*+*Ale* seröse Hülle mit dem äußeren Allantoisblatt verwachsen. Ali^1 innere, Ale^1 äußere Randfalte der Allantois auf dem Eiweißsacke. *Eil* Eiweißsackloch (später durch das Zusammenwachsen der Falten Ale^1 völlig geschlossen). lh^1 Leibeshöhle. lh^2 außerembryonale Leibeshöhle. *B* Bindegewebsring (Mesodermwulst). B^1 centrale Oeffnung des Bindegewebsringes oder Dottersacknabelloch, aus dem in einem früheren Stadium der Dottersacknabelsack (hier nicht gezeichnet) hindurchtritt; später schließt sich diese Oeffnung völlig. *d* Darmschlinge.

Der Eiweißsack besitzt eine krugförmige Gestalt und reicht mit einem divertikelartigen Fortsatz an der linken Seite des Embryo bis zum Amnion herauf, wo er an der Amnion-Serosaverbindung endet. Bemerkenswerterweise wird letztere, von der ja bereits angegeben wurde, daß sie in späterer Zeit die Gestalt einer Platte annimmt, siebförmig durchlöchert (beim Huhn vom 11. Tage an) und endlich bis auf wenige stehen gebliebene breite Brücken völlig durchbohrt. Dadurch kommt das Ektoderm des Amnion und das der serösen Hülle, welches den Eiweißsack auskleidet und das von vornherein ja eigentlich desselben Ursprunges wie jenes ist, wieder in Zusammenhang, weil durch diese Perforation die Höhle des Amnion mit der des Eiweißsackes in Kommunikation tritt. Dementsprechend findet man von dieser Zeit an auch Eiweiß in der Amnionhöhle. Dasselbe wird dort wahrscheinlich auch resorbiert, da später (nach dem 19. Tage beim Huhn) in der Amnionflüssigkeit kein Albumen mehr nachzuweisen ist.

Ergänzend ist noch zu erwähnen, daß zu einer Zeit, in welcher der Dottersack noch nicht völlig vom äußeren und mittleren Keimblatte umwachsen ist, sich daher an seinem distalen Pole noch ein offener Dottersacknabel (Fig. 117 *B*[1]) vorfindet, aus diesem ein kleines, bruchsackartiges Gebilde hervorragt und sich in den Eiweißsack hinein erstreckt, das Duval, der Entdecker desselben, sac de l'ombilic ombilical, H. Virchow Dottersacknabelsack nannte.

Die seitlichen Wände dieses mit Dottermasse angefüllten Sackes werden durch einen ektodermalen Wulst gebildet, welcher von den am meisten distalen Partien des den Dottersack umwachsenden äußeren Keimblattes herstammt. Mit dem Dottersacke kommuniziert er anfangs noch und wird dort von einem Mesodermring (Fig. 117 *B*) oder Wulst umgeben, welcher den letzten Abschnitt des den Dotter umwachsenden mittleren Keimblattes darstellt, das sich hier aber nicht, wie es weiter proximal geschieht, in eine parietale und viscerale Lamelle spaltet. An der diesem Verbindungspunkte gegenüberliegenden Stelle des Säckchens, welche am weitesten in die Eiweißmasse hineinragt, wird sein Verschluß durch einen Ueberrest der Dotterhaut gebildet.

Später wird die Verbindung mit dem Dottersack aufgehoben, da das Mesoderm den Dotter völlig umwächst und somit auch den Dottersacknabel schließt. Das Dottersacknabelsäckchen schwimmt dann frei im Eiweiß und zerfällt in demselben, so daß es später samt seinem Inhalt dort nicht mehr aufzufinden ist.

Der Eiweißsack selbst verkleinert sich gegen das Ende der Bebrütung entsprechend der Resorption des Eiweißes immer mehr und mehr, wenn er wahrscheinlich auch bis zuletzt in Funktion bleibt.

Es ist interessant, daß auch bei den Reptilien, deren Eier verhältnismäßig wenig Eiweiß besitzen, dennoch ein ähnliches Organ wie der eben beschriebene Eiweißsack, wenn auch in sehr reduzierter Form, vorkommt. Mitsukuri fand es bei einigen Schildkröten.

Das Gefäßsystem der Allantois ist ein außerordentlich reich entwickeltes. Beim Huhn — nur hier und bei einigen anderen Vögeln kennt man es bis jetzt genauer — finden sich folgende Verhältnisse (Hirota, 1894, Fülleborn, 1895): Vom Ende der beiden primitiven Aorten (Fig. 119 *ao*[1]) wachsen durch den Allantoisstiel 2 Nabelgefäße, die Arteria umbilicalis dextra et sinistra, in die Allantois hinein. Die linke Umbilicararterie, welche von vornherein bedeutend stärker ausgebildet ist als die erstere, geht aus dem Stiele auf das innere Allantoisblatt, gabelt sich hier unter rechtem Winkel in 2 starke Aeste, von denen der eine mehr kopfwärts, der andere mehr schwanzwärts — in Bezug auf die Allantoisanlage zum Embryo — verläuft und gelangt über den Umschlagsrand vom inneren zum äußeren Blatte hinweg schließlich auf letzteres herauf. Die rechte, schwächere Arterie teilt sich, bevor sie das äußere Blatt erreicht, meistens ebenfalls in 2 Aeste; später hat sie nur untergeordnete Bedeutung und versorgt dann hauptsächlich das innere Blatt. Außerdem ist eine starke Allantoisvene vorhanden, welche anfangs neben der rechten Arterie verläuft und ungefähr in der Mitte der Amnion-Serosaverbindung auf das äußere Blatt umbiegt.

Auf dem äußeren Allantoisblatte ist die Anordnung der Gefäße derart, daß stets die Verzweigungen der Arterien und Venen gleichwie die Finger der gefalteten Hände ineinander greifen, indem

nämlich immer eine Vene in der Mitte einer durch 2 Arterienäste gebildeten Gabel verläuft und umgekehrt, wobei Arterien und Venen von entgegengesetzter Seite einander zustreben. Nach starker Verzweigung der Gefäße lösen sich dieselben in ein ganz außerordentlich feines Kapillarnetz auf, welches dicht unter dem von der Serosa herstammenden Ektoderm und damit auch unmittelbar unter der Eischale gelegen, die ganze Oberfläche des äußeren Blattes einnimmt. Die Kapillaren bilden so enge Maschen und haben ein verhältnismäßig so weites Lumen, daß sie darin nur mit der Lunge höherer Tiere verglichen werden können, wie ja denn auch durch sie das äußere Allantoisblatt befähigt wird, während des Eilebens die noch funktionslose Lunge zu vertreten.

Das innere Blatt bekommt zwar auch ein Kapillarsystem, dieses erfährt jedoch nicht einmal annähernd eine solche Ausbildung wie auf dem äußeren Blatt, geht aber im Gebiete der Amnion-Allantoisverwachsung und der Eiweißsackallantois ziemlich unvermittelt in ein sehr feinmaschiges Gefäßnetz über.

Beachtenswert ist es, daß die Gefäße des inneren Blattes mehrere Verbindungen eingehen (Fülleborn), indem sie sich einerseits mit den Gefäßen des Amnion durch Anastomosen vereinigen und dadurch auch in Zusammenhang mit den Gefäßen der Bauchwand des Embryo treten, andererseits Beziehungen zum Blutgefäßsystem des Dottersackes erhalten und zwar durch Vermittelung der serösen Hülle. Letztere wird etwa am 12. Tage in der Umgebung des Nabels vom Dottersack aus vaskularisiert und erhält am 13. auch vom inneren Blatte der Allantois her ein Kapillarnetz. Durch Verkleinerung des Eiweißsackes wird die zwischen den zwei Gefäßregionen liegende gefäßfreie Strecke der Serosa immer kürzer, und am 16. Tage treten die beiden Kapillarsysteme miteinander in Kommunikation.

Studiati, 1855, Strahl, 1884, und Giacomini, 1891, fanden solche Verbindungen zwischen Allantois- und Dottersackgefäßen auch bei Reptilien (Tropidonotus, Lacerta, Seps etc.). Mingazzini, 1896, sah bei Gongylus zwar eine Vaskularisation der serösen Hülle von der Allantois aus, aber keine Vereinigung derselben mit der des Dottersackes.

Durch diese Anastomosen mit allen benachbarten Organen mag nun zwar dem arteriellen Blute der Allantoisvene sauerstoffärmeres Blut beigemischt werden, die Sicherheit der Cirkulation, die für die Atmung von größter Wichtigkeit ist, wird durch sie jedenfalls aber sehr gefördert.

Außer den eben beschriebenen Blutgefäßen findet sich in der Allantois auch ein sehr entwickeltes Lymphgefäßsystem (Budge, 1881, Fülleborn, 1895): Arterien und Venen werden durch dieses bis in die letzten Ausläufer hin begleitet und dabei oft von einem perivaskulären Lymphnetz förmlich umsponnen oder selbst wie mit einem Cylinder umgeben.

An den Stellen, an welchen die starken Allantoisgefäße vom inneren Blatte auf das äußere umbiegen, bilden sich infolge langsameren Wachstums der Gefäße gegenüber dem übrigen Gewebe Duplikaturen der Allantoiswand, welche durch den auf sie ausgeübten Zug nach der Allantoishöhle hin eingefaltet wird (v. Bär, Hirota). Das größte dieser Septen oder Gefäßmesenterien findet sich an der Vene, kleinere sind später aber an den Arterien ebenfalls vorhanden: auch

durch sie werden die Verhältnisse der verschiedenen Allantoisabschnitte zu einander und zu den übrigen Eihäuten mannigfach beeinflußt und man ersieht daraus, ein wie äußerst kompliziertes Organ aus der anfangs so einfachen Allantoisblase schließlich geworden ist.

Sehr beachtenswert sind die Einrichtungen, welche bei Seps durch die Allantois in Verbindung mit der serösen Hülle gebildet werden zum Zwecke der Ernährung des Embryo, weil dabei bereits Verbindungen zwischen dem embryonalen und mütterlichen Körper eingeleitet werden, die bestimmt sind, bei den Säugetieren den höchsten Grad der Ausbildung zu erlangen. Seps chalcides Bonap. (Studiati, 1855, Giacomini, 1891) ist ein lebendig gebärender Saurier, welcher Junge zur Welt bringt, die von den Fötalanhängen bereits völlig frei sind. Die reifen Ovarialeier sind nur 2,5—3 mm groß, steigen in den Eileiter hinab (durchschnittlich 8—10 an der Zahl), werden dort befruchtet und verweilen daselbst, nachdem der Oviduct um ein jedes eine eigene Brutkammer gebildet hat, ohne sich mit irgend einer sekundären Membran, also weder mit Eiweiß oder irgend einer Schalenhülle zu umgeben. Die Eier wachsen im mütterlichen Körper derart, daß sie am Ende der Entwickelung etwa 20 mm in der größten und 10 mm in der kleinsten Achse erreichen. Hierbei treten im Eileiter, welcher in diesem Falle die Funktion eines Uterus annimmt, bemerkenswerte Veränderungen auf, und es bilden sich zwischen den Wänden der mütterlichen Brutkammern des Oviductes und den embryonalen Eihüllen nahe Beziehungen heraus. Die Ektodermzellen der serösen Hülle verdicken sich nämlich am oberen und unteren Eipole beträchtlich und stellen zusammen mit den unterhalb befindlichen und mit ihnen fest verlöteten Partien der Allantois bezw. des Dottersackes, welche gerade an dieser Stelle äußerst gefäßreich sind, ein Allantochorion und ein Omphalochorion dar. Aus diesen wird dadurch, daß sich an ihnen zahlreiche Runzeln und Papillen ausbilden — am Dottersacke übrigens nur in rudimentärer Weise — eine richtige fötale Allantois- bezw. Dotterplacenta.

An den diesen gerade anliegenden Teilen der Brutkammer entwickeln sich gleichzeitig damit ebenfalls eine Reihe von feinen, blutreichen Warzen und Zotten, die das Aussehen von Drüsenelementen annehmen. Indem nun die Vorsprünge und Leisten der fötalen Placenta sich genau in die Furchen dieser mütterlichen Placenta einfügen und ihre epithelialen Oberflächen in engste Berührung miteinander bringen, wird durch die absorbierende Thätigkeit der embryonalen und die secernierende der mütterlichen Papillen die Ernährung des jungen Tieres bewerkstelligt.

Aehnliche, wenn auch bedeutend geringer entwickelte Beziehungen der embryonalen Eihäute kommen auch bei Gongylus ocellatus Forsk. (Mingazzini, 1898) vor.

Auf die Funktion der Allantois ist bereits vielfach hingewiesen worden. Sie dient, wie wir sahen, zunächst zur Aufnahme des von den Urnieren und Nieren abgeschiedenen embryonalen Harnes. Gegen Ende der Brutzeit nimmt diese Flüssigkeit beträchtlich ab, sie wird konzentrierter und enthält reichliche Niederschläge von harnsauren Salzen; der Hohlraum der Allantois ist dann gering und der Zwischenraum zwischen ihrem äußeren und inneren Blatte nur unbedeutend.

Dann beteiligt sie sich im Zusammenhang mit dem Epithel der serösen Hülle durch Resorption des Eiweißes (man vergleiche

hierzu aber die auf Seite 211 mitgeteilte Behauptung GASCO's) oder bei einigen Reptilien auch durch Einrichtungen, welche sie mit dem Oviduct des Muttertieres verbinden, an der Ernährung des Embryo.

Ihre Hauptthätigkeit beruht jedoch in der Unterhaltung der Respiration des jungen Tieres, indem sich ihr gefäßreiches äußeres Blatt dicht an das Innere der Eischale anlegt.

In der allerersten Zeit der Entwickelung ist die Respiration nur eine allgemeine Geweheatmung, darauf vermitteln die Dottersackgefäße wohl auch eine Zeit hindurch den Gasaustausch, schließlich wird dieser aber ganz von der Allantois übernommen, so daß bei einer Verletzung derselben der Embryo sofort asphyktisch wird und zu Grunde geht. Die atmosphärische Luft dringt durch die poröse Eischale hindurch — ist dieselbe aus irgend einem Grunde für sie unwegsam, so findet gleichfalls ein Aufhören der Entwickelung statt — und aus ihr entnimmt der Embryo durch Vermittelung der Dottersack-, dann der Allantoisgefäße den Sauerstoff und giebt dafür Kohlensäure ab; beim Hühnchen ist dieser Vorgang bereits am 2. Tage (PREYER) festzustellen.

An die am stumpfen Eipole (Hühnchen) befindliche Luftkammer — ein zwischen den beiden Lamellen der Schalenhaut gelegener Hohlraum, der während der Bebrütung an Größe zunimmt — legt sich die Allantois ebenfalls in großer Ausdehnung an, und diese wird daher auch bis zu einem gewissen Grade den Gasaustausch erleichtern; ihre größte Bedeutung erhält jenes Luftreservoir jedoch erst dann, wenn kurz vor dem Ausschlüpfen des Hühnchens die respiratorische Thätigkeit der Allantois aufgehört und die Lungenatmung bereits begonnen hat, die Eischale aber noch nicht gesprengt ist: das junge Tier atmet dann eine Zeit lang nur vermittelst dieser Luftkammer.

Ueber die phylogenetische Entstehung der Allantois sind die Ansichten zum großen Teil gleichlautend; man ist zumeist der Meinung, daß sie nur ein Teil der Harnblase ist, welcher infolge der starken Ausdehnung durch den embryonalen Harn aus der noch ungeschlossenen Leibeshöhle prolabierte und extraembryonal zu liegen kam, wobei sich gleichzeitig ein teilweiser Wechsel in ihrer Funktion vollzog. Jene Ausdehnung der Harnblase wird man sich allerdings nicht grob mechanisch vorzustellen haben; bei unseren heutigen Vertretern der Amnioten, bei denen die Allantois anfangs noch durch eine weite Oeffnung mit dem Darme und der Leibeshöhle zusammenhängt, ja bisweilen mit letzterer außerdem noch eine Zeitlang durch mehrfache Spaltöffnungen in Verbindung steht (Lacerta), geschieht die gewaltige Vergrößerung dieses Organs offenbar nicht mehr durch einen von innen seitens des angesammelten Harns ausgeübten Druck als vielmehr infolge einer vererbten Bildungsanlage.

Dottersack.

Schon in der Einleitung wurden einige allgemeine Angaben über den Dottersack gemacht, auf welche hier verwiesen sein möge.

In einem frisch gelegten, noch nicht bebrüteten Ei umschließt nur ein strukturloses Häutchen die Dotterkugel, allmählich aber breiten sich von der Keimscheibe oder dem späteren Embryonalschild her die

Keimblätter über sie aus, und durch diese wird dann die Dottersackwand gebildet. Das äußere Keimblatt und die parietale Lamelle des mittleren setzen den Hautdottersack, welchen wir bereits beim Amnion und der serösen Hülle besprachen, zusammen, das innere und das viscerale Mittelblatt den Darmdottersack, welchen wir jetzt noch näher zu betrachten haben.

Der dem inneren Keimblatte zuzurechnende Teil desselben, das Dottersackentoblast, ist die unmittelbare Fortsetzung des zum Embryo selbst gehörigen Entoblast (Dotterblatt, Lecithoderm). Eine erschöpfende und übersichtliche Schilderung von ihm zu geben, ist vorläufig noch nicht gut möglich, da es manche Punkte dabei giebt, die noch nicht ganz klar sind, und über welche die Angaben und Urteile der Beobachter auseinandergehen. Folgendes jedoch dürfte für einen Teil der Reptilien feststehen.

Daß auch die erste Entstehung und Ausbreitung des Dottersackentoblast im Prinzip nicht von den gleichen Vorgängen bei den Anamniern verschieden ist, das heißt also eine direkte Folge der Furchung ist (siehe auch Kopsch, 1901), kann wohl mit Bestimmtheit angenommen werden.

In mittleren Entwickelungsstadien wird der proximale, dem Embryo zunächst gelegenen Teil des Dottersackentoblast — im Bereiche also der Area pellucida — gebildet aus dotterarmen oder ganz dotterfreien, abgeflachten Zellen in einschichtiger Lagerung; häufig erstrecken sich aus dieser Region eigenartige Zellstränge in den darunter liegenden Raum der subgerminalen Höhle hinein [beobachtet bei Schlangen (Corning, 1890), Sphenodon (Schauinsland, 1899), Krokodil (Völtzkow, 1901), Schildkröten (Clark, 1857)]. Weiter distalwärts nach dem „Keimwulst" und über denselben hinaus weiterschreitend sieht man dieses Epithel übergehen in große, stark mit Dotter beladene Zellen, welche meistens in mehrfachen Lagen übereinander liegen und sich dabei in ihrer Form gegenseitig beeinflussen und platt drücken können, so daß man sie wohl als „geschichtetes dotterhaltiges Epithel" (H. Virchow) bezeichnen kann. Am äußersten Rande jenes „Epithels", dort, wo es in den Dotter übergeht, stehen die Zellen nicht mehr in so innigem Verbande miteinander: sie werden mehr kugelförmig, ihr Protoplasma tritt gegen den Inhalt an Dotter ganz zurück und sie ähneln in dieser Hinsicht den Dotterzellen; die sie einhüllende Zellmembran ist äußerst zart, kann sogar ganz fehlen, so daß der Eindruck hervorgerufen wird, daß hier am Rande eine fortwährende Neubildung derartiger Zellen stattfindet.

Die mehrfache Zellenlage der entodermalen Dottersackwand geht später in das definitive einschichtige Dottersackepithel über, welches aus großen, blasigen, dotterhaltigen Zellen besteht.

Die Dottersackwand wird nach unten hin von dem Dotter selbst getrennt durch einen Spaltraum, welcher unter der Area pellucida mächtiger ist, und dort subgerminale Höhle heißt, distal sich jedoch stark verengt und hier als perilecithaler Spalt (H. Virchow) bezeichnet wird. Die ersten Anfänge jener Höhlenbildung werden durch ein System kleiner, runder Vakuolen zwischen den Zellen der unteren Keimschicht hervorgerufen, die später sich vergrößern und zusammenfließen.

Anfangs nur in den oberen Schichten des Dotters in der Nähe der subgerminalen Höhle und des sich daran schließenden Spaltes,

später aber auch in den centralen Teilen finden sich überall verstreut die kugelförmigen, stets einzeln auftretenden Dotterzellen, die derart von Dotter erfüllt sind, daß es häufig schwer fällt, ihren Kern nachzuweisen.

Zu diesen kommen dann noch kleinere, dotterfreie und oft lebhaft amöboide Bewegungen zeigende Zellen hinzu, welche sowohl zwischen den Dotterzellen als auch im Dottersackepithel, namentlich aber auch in der subgerminalen Höhle und im perilecithalen Spalt zahlreich vorhanden sind.

Eine derartige verhältnismäßig einfache Zusammensetzung zeigt in jüngeren und mittleren Stadien z. B. das Dottersackentoblast von Sphenodon (SCHAUINSLAND, 1899). Der Aufbau desselben kann, wie es scheint, aber auch mannigfaltiger werden. So finden sich z. B. bei anderen Reptilien noch platte, dotterfreie Zellen, welche den perilecithalen Spalt beiderseits einfassen, und dieser selbst steht mit der subgerminalen Höhle nicht in ununterbrochener Verbindung, sondern ist von ihr an der Stelle, wo die Ringvene des Dottersackes gelegen ist, durch eine Verlötung getrennt, so daß dann hier das Dottersackepithel mit der darunter liegenden Dottermasse in unmittelbarem Zusammenhang steht.

Auf Grund seiner ausgedehnten Untersuchungen über den Dottersack oder das „Dotterorgan" (P. und F. SARASIN, H. VIRCHOW) der Wirbeltiere kommt H. VIRCHOW zu dem Ergebnis, daß es bei Reptilien, im besonderen bei Lacerta, zwei fertige Zellformen giebt, Dotterzellen und reife Dottersackepithelzellen, und fünf Vorstufen zu ihnen vorhanden sind, nämlich: Merocyten — protoplasmaarme in dem mittleren Teile der Bodenschicht des perilecithalen Spaltes und protoplasmareiche in den seitlichen Teilen desselben —; Lecithodermzellen (geschichtetes Frühepithel der Dottersackwand); dotterfreie Zellen des Lecithodermrandes; kleinste dotterfreie Zellen — in einer Mittelzone zwischen den beiden zuletzt genannten Zellen gelegen — sowie runde und platte dotterfreie Zellen zwischen den äußeren Lagen der Dotterzellen, im Inneren des perilecithalen Spaltes und an der inneren und äußeren Wand desselben vorkommend.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß einige dieser aufgezählten Zellarten nur Entwickelungsformen der anderen darstellen. H. VIRCHOW selbst ist der Meinung, daß aus den geschichteten dotterfreien Entoblastzellen des Keimhautrandes die „Formation der Zellen im Dotter" (d. h. die frei im Dotter sich vorfindenden Zellen im Gegensatz zu dem Wandepithel), im besonderen die „kleinsten dotterfreien Zellen" abzuleiten sind, und daß diese wiederum das Vorstadium des geschichteten Epithels der Dottersackwand darstellen, aus dem schließlich das spätere einschichtige Epithel des reifen Dottersackes hervorgeht, daß aber die größeren runden, dotterfreien Zellen die Vorläufer der Dotterzellen sind.

Immerhin beruht das Aufstellen einer solchen Entwickelungsreihe bei der Schwierigkeit des Objektes bis jetzt teilweise nur auf Vermutung, und eine Aenderung derselben kann später leicht notwendig werden; am ehesten wird eine solche voraussichtlich bezüglich der zuletzt erwähnten Ansicht über die Entwickelung der Dotterzellen erforderlich

sein, denn die Entstehung derselben auf dem Wege der Dotterfurchung hat bereits jetzt schon eine größere Wahrscheinlichkeit für sich

Bei den Vögeln ist nach den Untersuchungen beim Hühnchen der Aufbau der Wandschicht genau ebenso wie bei den Reptilien; ein sehr wichtiger Unterschied von diesen besteht aber darin, daß bei ihnen die Dotterzellen vollständig fehlen und der Dotter centralwärts vom perilecithalen Spalt einer zelligen Gliederung daher völlig ermangelt. Der Spalt selbst ist durch einen enormen Flüssigkeitserguß stark erweitert, so daß ein breiter Zwischenraum zwischen Epithel und Dotter erzeugt wird. Er dehnt sich hier ebenso wie bei den Reptilien (bei Lacerta jedoch soll er nach Strahl nicht so weit reichen) über die ganze Dotterkugel hin aus.

Endlich wäre noch zu erwähnen, daß Mehnert (1894 und 1896) und neuerdings Völtzkow (1901) unter dem Namen „Subgerminalschicht" und „Dottersyncytium" bei einigen Schildkröten und beim Krokodil Teile des Dottersackes und der Dottersackwand beschrieben haben, die eines derartigen zelligen Aufbaues, wie er sonst überall bei Reptilien und Vögeln gesehen wurde, entbehren. Es ist somit bis jetzt nicht möglich, diese Darstellungen mit den sonstigen Beobachtungen bei Sauropsiden in Einklang zu bringen. Völtzkow findet beim Krokodil auch keine Dotterzellen sondern statt dessen nur Dotterballen, welche aus dem Zusammenfließen einzelner Dotterkügelchen entstanden sind und von einer Membran zwar umgeben werden aber niemals Kerne enthalten.

Nachdem das mittlere Keimblatt den Dotter völlig umwachsen hat und dabei durch die vordringende außerembryonale Leibeshöhle gleichzeitig in seine beiden Lamellen zerlegt wurde, ist die Dottersackwand gänzlich von der serösen Hülle getrennt. Nur an einer kleinen Stelle, am distalen Pol der Dotterkugel erhält sich ihr Zusammenhang dauernd. Der äußere Rand des Mesoderms nämlich bleibt hier stets — wenigstens beim Hühnchen — ungespalten und bildet den etwas verdickten sogenannten Mesodermwulst (Duval) oder Bindegewebsring (H. Virchow), der bei der Schilderung des Eiweißsackes bereits erwähnt wurde (Fig. 117).

Der Dottersack erhält allmählich seine endgiltige Gestaltung. Aus den Elementen des Mittelblattes entsteht eine ziemlich derbe bindegewebige Wand und das entodermale Epithel derselben, welches, wie wir sahen, anfangs aus mehreren nicht ganz regelmäßigen Zellenlagen bestand, wird mit der Zeit in seiner ganzen Ausdehnung einschichtig.

Dabei bilden sich in mittleren und späteren Entwickelungszeiten eigentümliche Wandanhänge des Dottersackes aus. Beim Hühnchen erkennt man schon sehr früh (zwischen dem 1. und 2. Tage, H. Virchow) an der Unterseite des Dotterentoblast in der Gegend der Area opaca schwache Wülste von länglicher, leistenartiger, lappiger, zum Teil geschlängelter Form von wechselnder Höhe und Länge. In ihrer Basis liegen meistens die sich auch um diese Zeit entwickelnden Blutinseln. Jene Wülste nun zusammen mit den zu ihnen gehörenden Gefäßanlagen sind die Vorläufer der Wandanhänge des Dottersackes und der in ihnen liegenden Gefäßnetze (H. Virchow). Dieselben stellen in der zweiten Hälfte der Brutzeit Blätter dar, welche vom proximalen zum distalen Pol, also in radiärer oder meridionaler Rich-

tung verlaufen und sich etwa 4 mm weit — am Aequator sind sie am höchsten, an den beiden Polen am niedrigsten — in das Innere des Dotters hinein erstrecken. Sie teilen sich dichotomisch unter spitzen Winkeln, sind an ihren freien Rändern hin und her gebogen und außerdem von äußerst zahlreichen, feinen Oeffnungen durchbohrt. Jedes Blatt erscheint daher wie ein Gitter von höchster Zierlichkeit, zusammengesetzt aus feinen Bälkchen oder Fäden (H. Virchow).

In der Achse eines jeden aus dem einschichtigen Dottersackepithel gebildeten Gitterbälkchens liegt ein feines Gefäß. Dieses ganze *Gefäßnetz* ist *venös*, mit Ausnahme einer kleinen *Arterie*, welche in der Nähe des *freien Randes* jedes Blattes (der *freie oder innere Rand* jedes Wandanhanges ist dem *Dotter zugewendet* im Gegensatz zu dem *äußeren*, der mit dem Dottersack verbunden ist) verläuft. Außerdem kommt noch im äußeren Randsaume jedes Blattes ein überaus feines, venöses Netz vor, welches auch die Arterien vollständig umspinnt und wodurch der Reichtum an Gefäßen zu verschwenderischer Entfaltung kommt (Popoff).

Durch diese Einrichtungen ist der Dotterraum in eine unendliche Zahl von feinen Buchten und Spalten zerlegt und das resorbierende Epithel sowie das Gefäßnetz in die nächste Beziehung zu dem Inhalte gesetzt.

Auch bei *Reptilien* bilden sich die Anfänge der Dottersackwand ebenso reich wie bei den Vögeln aus, nur scheinen sie hier verhältnismäßig spät aufzutreten und bei *kleinen* Dottersäcken (z. B. von Lacerta vivipara, Strahl) keine so große Entwickelungshöhe zu erreichen. Die Maschen der durchbrochenen Gitterlappen sind häufig (z. B. bei den Schlangen) nicht so zahlreich und außerdem nicht rund wie beim Huhne, sondern besitzen eine langgezogene Form, weil die vielen Queranastomosen den langen Gitterbälkchen fehlen. Letztere sehen dabei oft aus wie ein ringsum mit Kugeln besetzter Draht (H. Vircrow), wobei mit dem Draht die im Inneren des Balkens verlaufende Kapillare, mit den Kugeln die runden Dottersack-Epithelzellen verglichen werden.

Derartige Bilder erhält man auch beim Dottersacke von Sphenodon und vom Krokodil.

Bei letzterem (Crocodilus madagascariensis) zeigen die Wandanhänge entsprechend der sehr bedeutenden Größe des Dottersackes eine sehr starke Entwickelung und die Gefäße dringen, in der Mehrzahl der Fälle central gerichtet, fast bis in die Mitte der Dotterkugel vor (Völtzkow, 1901).

Wenn wir uns nun zu einer kurzen Betrachtung des *Dottersackkreislaufes* und seiner Entstehung wenden, so können wir davon absehen, die allerersten Phasen der Entwickelung von Blut und Gefäßen zu besprechen, da dieses in einem besonderen Abschnitte dieses Handbuches geschieht. Dennoch aber mag entgegen anderen Anschauungen die Bemerkung eingefügt werden, daß bei den Sauropsiden keine Stelle des *Dotterentoblast*, auch nicht der „Keimwall" Elemente abgiebt, welche zur Bildung von Blut oder Gefäßen Verwendung finden. Bei der Untersuchung geeigneter Objekte und richtiger Stadien wird man stets finden, daß diese nur ihren Ursprung aus dem *Mesoblast* nehmen, welches centrifugal sich über den Dottersack ausbreitet, und zwar nicht selten am distalen Rande in der Form von *einzelnen* losen Zellen, welche sich ihrerseits auf dem

Dotterentoblast festsetzen und nicht etwa von diesem aus sich loslösen (SCHAUINSLAND).

Aus den ersten Blut- und Gefäßanlagen entwickelt sich bei den Vögeln, im besonderen beim Hühnchen (POPOFF, 1894), ein indifferentes Gefäßnetz, welches von einer Randvene abgeschlossen ist, die durch zwei vordere Venen mit dem Herzen in Verbindung steht, ohne daß sich vorläufig besondere arterielle Bahnen bemerkbar machen. Letztere treten aber sehr bald darauf auf, und zwar je eine an jeder Seite des Embryo. Der Dottersackkreislauf, den man in Hinblick auf seine

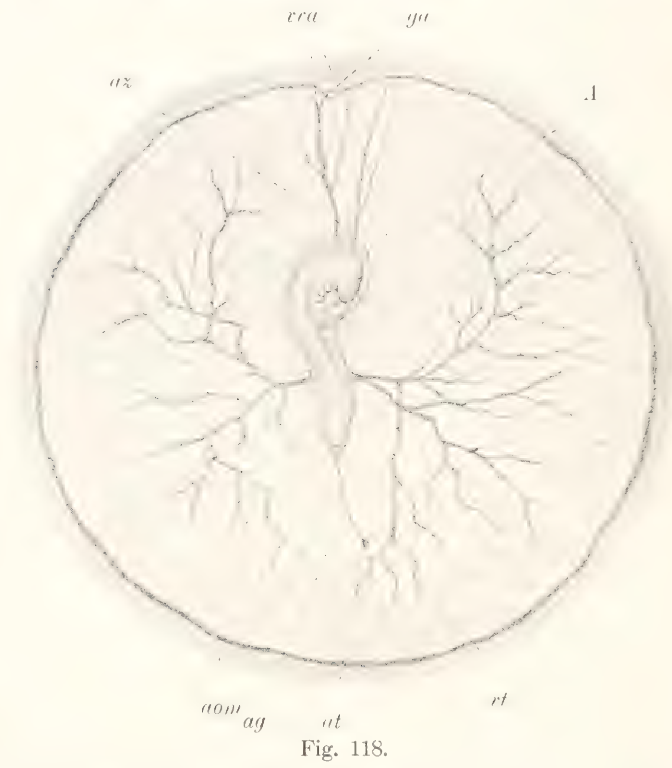


Fig. 118.

Fig. 118. Keimhaut von Puffinus cuneatus (SALV.) nach etwa 3-tägiger Bebrütung, von oben betrachtet. Vergr. $5^1/_2:1$. *A* Amnion. *az* vorderer Amnionzipfel. *ag* Amniongang. *at* Amniontrichter. *aom* Arteriae omphalo-mesentericae. *vva* Venae vitellinae anteriores (dextra et sinistra). *vt* Vena (Sinus terminalis). *ga* Gefäßanastomosen, welche den zwischen den vorderen Dottervenen vorher nicht geschlossenen Ring des Randsinus zur Vereinigung gebracht haben.

späteren Veränderungen als den primären bezeichnen kann (SEMON, 1894), besteht nunmehr (Fig. 118, 97, 105) aus zwei Arterien (Arteriae omphalo-mesentericae seu vitellinae), die seitlich aus den beiden primitiven, in der Achse des Embryo von vorne nach hinten ziehenden Aorten entspringen (Fig. 97), welche ihrerseits aus dem arteriellen Ende des Herzschlauches, dem Truncus arteriosus, ihren Ursprung nehmen. Die Arterien verzweigen sich auf dem Dottersacke, und aus ihren feinsten Aesten wird der Ringsinus (Sinus seu Vena terminalis, Fig. 118) gespeist, aus welchem das Blut

durch zwei Venen, die Venae vitellinae anteriores, die seitlich rechts und links am Vorderende des Embryo gelegen sind und fast gerade von vorne nach hinten ziehen, wieder in das Herz zurückkehrt. Anfangs ist der Randsinus in dem Raume zwischen den beiden Venen noch nicht geschlossen (Fig. 105), und erst später erfolgt auch an dieser Stelle die Verbindung des Ringes durch Anastomosenbildung (Fig. 118 und Fig. 119).

Nachdem beim Hühnchen dieser Kreislauf, der am Ende des 2. Tages sich zu entwickeln anfing, etwa 24 Stunden hindurch bestanden hat, beginnen sich in ihm Veränderungen bemerkbar zu machen. Zunächst bildet sich die rechte vordere Vene zurück; der unbedeutende Rest von ihr (Fig. 119) wird schließlich ganz in das arterielle Netz aufgenommen, so daß von dann an nur eine vordere Vene vorhanden ist.

Bei anderen Vögeln scheint diese Rückbildung übrigens später stattzufinden. Es hängt das wohl zusammen mit dem mehr oder weniger langem Bestehen der mesodermfreien Stelle des Amnion (Proamnion). Es mag daran erinnert werden, daß diese gerade in dem Raume zwischen diesen beiden Gefäßen sich befindet (Fig. 97), und daß in dem Maße, wie das Mesoderm in diese Gegend des Kopfamnion eindringt, das „Proamnion" also verschwindet, sich auch die beiden Gefäße einander nähern (Fig. 98, 103). Bei Haliplana, Puffinus etc. verschwindet die rechte Vene erst dann, wenn sie dicht an die linke herangerückt und mit dieser scheinbar verschmolzen ist (Schauinsland).

Weitere wichtige Veränderungen des Kreislaufes bestehen dann in der Ausbildung von neuen Venen (Venae secundariae, Semon): zunächst tritt eine (linke) hintere Vene auf (*vvp* Fig. 98, 103, 119), und zwar differenziert sich dieselbe ohne Verbindung mit den vorderen Venen aus dem Kapillarnetz.

Außerdem erscheinen noch Seitenvenen (*vvl* Fig. 103, 119), und zwar in Begleitung von Arterien. Dieselben entwickeln sich aus zwei verschiedenen Bestandteilen (Popoff): einerseits aus einem peripherischen Abschnitt, den Zwischenvenen (*vz* Fig. 119), welche sich aus ehemaligen Arterienzweigen umwandelten, nach ihrem Entstehen mit der Randvene in Verbindung sind und zwischen 2 Arterien liegen; andererseits aus proximalen Teilen, den kollateralen Venen (*vc* Fig. 119, 103), welche zusammen mit den Arterien verlaufen und sich aus einem oberflächlich liegenden venösen Netze herausbilden. Indem die Verbindungen zwischen den peripher entstandenen Zwischenvenen und den centralen Kollateralvenen sich erweitern, werden die ersteren zu peripherischen Aesten der letzteren. Später allerdings entwickeln sich auch direkt von den Kollateralvenen aus Zwischenvenen.

Somit ist nun aus dem primären der sekundäre Kreislauf geworden (Fig. 119), der sich von dem ersteren außerdem auch noch dadurch unterscheidet, daß in ihm die Gefäße nicht wie vorher in einfacher, sondern in doppelter Schicht angeordnet sind, und zwar so, daß die Begleitvenen über den zugehörigen Arterien (z. B. Fig. 103) nach der Außenseite der Dottersackwand hin gelegen sind.

Von den späteren Veränderungen im Dottersackkreislaufe wäre noch als besonders wichtig hervorzuheben, daß sich der Randsinus allmählich fast völlig zurückbildet. Auf die Entwickelung reicher

venöser Netze in den Wandanhängen des Dottersackes, sowie auf die Anastomosenbildung zwischen den Dottersack- und Allantoisgefäßen wurde auf den vorigen Seiten bereits hingewiesen.



Fig. 119.

Fig. 119. Dottersackgefäße des Hühnchens nach einer Bebrütung von 4 Tagen und 20 Stunden von u n t e n betrachtet, nach D. Popoff (verkleinerte Kopie). Die Arterien sind dunkel, die Venen hell dargestellt. *h* Herz. *ao* Aorta. *aom* rechte und linke Dottersackarterie. *vva* linke vordere Dottervene. *vva*¹ Rest der rechten vorderen Dottervene. *vvp* hintere Dottervene. *vvl* Seitenvenen. *vc* kollaterale Venen. *vz* Zwischenvenen. *vt* Randvene. *ao*¹ Uebergang der hinteren Enden der beiden Aorten in die beiden Arterien der Allantois. *aa* Gefäßnetz der Allantois. *vj* linke Vena jugularis. *VC* linke hintere Kardinalvene. *dc* linker Ductus Cuvieri.

Der Dotterkreislauf der R e p t i l i e n ist zwar nicht so gut bekannt wie der der Vögel, doch kann man trotzdem wohl mit Bestimmtheit sagen, daß bei ihnen eine im Prinzip große Uebereinstimmung mit jenem der Vögel vorhanden ist, und die vorkommenden Abweichungen, welche sich in der That nicht nur zwischen Reptil und Vogel, sondern auch zwischen den verschiedenen Ordnungen der Reptilien vorfinden, von nebensächlicher Bedeutung sind. Die A r t e r i e n pflegen meistens bei den Reptilien nicht in zwei so scharf gesonderten Gefäßen, wie es die Arteriae omphalomesentericae der Vögel sind, vorzukommen, sondern von vornherein in

zahlreiche kleine Stämme aufgelöst, sich auf dem Dottersacke zu verbreiten (Fig. 120).

Ein anderer bemerkenswerter Unterschied giebt sich auch darin zu erkennen, daß, während bei den Vögeln und Schlangen der Sinus terminalis sich allmählich ganz auflöst, er bei den Sauriern und wahrscheinlich auch bei den Schildkröten erhalten bleibt. Er nimmt aber, sobald der Gefäßhof den Dotter ganz umwachsen hat, die Form eines fast zu einer geraden Linie zusammengedrückten Reifens an, dessen parallele Schenkel sich endlich zu einem einfachen, geradlinigen Gefäße verbinden (SEMON, 1894).

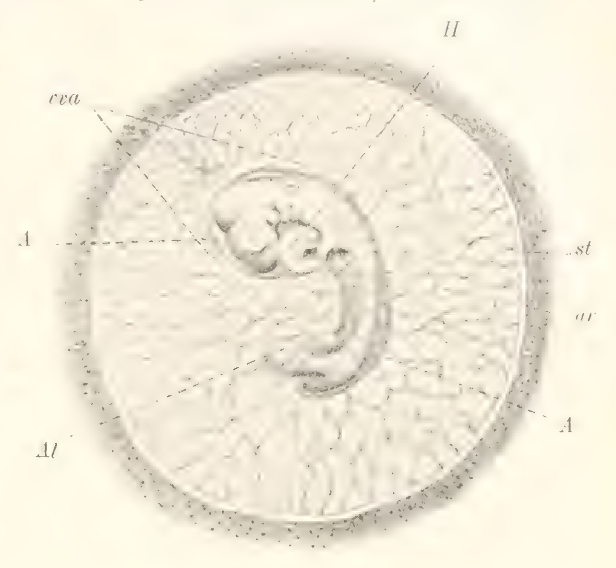


Fig. 120.

Fig. 120. Embryo und Keimhaut von Lacerta muralis von der Unterseite. A Amnion; das den vorderen Teil des Körpers einhüllende Amnion (Proamnion) ist an der Unterseite noch völlig mesodermfrei und erscheint ganz durchsichtig. Al Allantois. *h* Herz. *vva* vordere Dottervenen. *ar* Dottersackarterien. *st* Randsinus.

Sehr wahrscheinlich kommt in Begleitung des Dottersackkreislaufes auch ein Lymphgefäßsystem vor; doch wissen wir von einem solchen bis jetzt nur sehr wenig. BUDGE (1880) fand bei einem 3-tägigen Hühnchen parallel der Randvene ein nach innen von dieser gelegenes Ringgefäß, das vorne die beiden vorderen Dottervenen in die Mitte nimmt und mit diesen zusammen nach hinten verläuft. Außerdem gingen noch stärkere Verzweigungen in der Gegend der hinteren Vene und der beiden Dotterarterien davon ab. Diese Lymphbahnen sollen sich von dem Ringgefäße aus auch in das Amnion hineinerstrecken.

Es wäre von Wichtigkeit gerade auch in Bezug auf die Frage, wie die aus dem Dotter stammenden Nährmaterialien in den Kreislauf gelangen, wenn unsere Kenntnisse auch nach dieser Richtung hin bald gefördert würden.

Noch vor dem Ausschlüpfen aus dem Ei wird der Dottersack in die Bauchhöhle des Embryo aufgenommen. (Nur bei Lacerta vivipara scheint das nicht der Fall zu sein, da beobachtet wurde, daß der kleine Dottersack nach dem Verlassen des Eies zusammen mit Allantois und Amnion abgeworfen wurde. H. STRAHL, 1887; EMMERT u. HOCHSTETTER machten bereits 1810 eine ähnliche Beobachtung.)

Beim Hühnchen ist die Aufnahme des Dottersackes in die Bauchhöhle näher untersucht worden (H. VIRCHOW, 1891). In den

letzten Tagen der Bebrütung umwächst das dem Embryo dicht anliegende Amnion den Dottersack und man kann dabei, ähnlich wie an der Allantois, von einem inneren und einem äußeren Blatte des Amnion an dieser Stelle sprechen. Nun ist das innere Blatt der Allantois, wie wir bereits wissen, dort, wo es dem Amnion aufliegt, zum großen Teile mit diesem verwachsen, und das ist auch der Fall in der Gegend des Dottersackes, wo also inneres Blatt der Allantois und äußeres Blatt des Amnion verschmolzen sind. Diese Amnion-Allantoisverwachsung ist stark muskulös und kann, da sie einerseits mit dem Hautnabel in Verbindung steht, andererseits aber auch in Beziehung tritt zu dem Bindegewebsringe (H. Virchow), welcher den Dotternabel ringförmig umgiebt (Fig. 117), einen gewissen Zug ausüben, durch den der Dottersack bereits beginnt in die Leibeshöhle hineingepreßt zu werden. Den weitaus größten Einfluß auf diesen Vorgang besitzt jedoch das innere, ebenfalls stark muskulöse Blatt des Amnion (die Nabelhaut H. Virchow's), welches einen bedeutenden Druck auf das distale Ende des Dottersackes ausübt und ihn schließlich in die Bauchhöhle hineinbefördert.

Auf ähnliche, nur etwas einfachere Weise geschieht nach Völtzkow auch die Aufnahme des Dottersackes beim Krokodil, so daß durch diese Beobachtungen demnach die früheren Anschauungen, nach denen der Dottersack entweder durch den Dotterstiel oder die Schlingen des Dünndarmes, an welchen er befestigt ist, hineingezogen werden sollte, modifiziert sind.

Nach Giacomini (1893) ist der Mechanismus der Aufnahme des Dottersackes bei den Vögeln (Taube und Huhn) derselbe wie bei den Reptilien. Während aber bei jenen die „Nabelhaut“ größtenteils zur Bildung der den Nabel umgebenden Bauchwand verwendet, und der Rest der Allantois und der Eiweißorgane abgestoßen wird, gelangen bei den Reptilien alle diese Teile in die Bauchhöhle, und die Nabelhaut beteiligt sich nur in geringer Weise an der Bildung des Hautnabels.

Ueber die Funktion des Dottersackes ist es wohl kaum nötig, noch etwas hinzuzufügen. Er ernährt den Embryo, und seine Gefäße, welche anfangs vor der Ausbildung des Allantoiskreislaufes wohl auch zum Gasaustausch dienten, haben die Aufgabe, die vom Dottersackepithel resorbierten Nährsubstanzen dem Embryo zuzuführen. Dadurch aber, daß er mit einem noch beträchtlichen Teile seines Inhaltes in die Leibeshöhle aufgenommen wird, erhält das junge Tier ein Nahrungsreservoir mit, von dem es in der ersten Zeit nach dem Ausschlüpfen, wenn seine Kräfte zur aktiven Nahrungsaufnahme noch nicht ausreichen, leben und wachsen kann.

Was die letzten Schicksale der Eihäute betrifft, so fangen, nachdem kurz vor dem Ausschlüpfen das Hühnchen zunächst die in der Luftkammer befindliche Luft zu atmen begonnen und darauf die Lungenatmung nach dem Durchstoßen der Eischale vollends eingesetzt hat, die vorher so reich entwickelten Allantoisgefäße rasch zu veröden an, und bald hört ihr Kreislauf völlig auf. Verläßt nun der junge Vogel das Ei, so bleibt die Allantois und das gesamte Amnion in der Schale zurück. Nur ganz geringe Reste dieser Hüllen nimmt er mit: es sind das zunächst die vorher genannte „Nabelhaut“,

welche zusammenschnurrt und mit zum Verschluß des Nabels dient, sowie ein kleiner, mit dem Dottersacke fest verschmolzener Teil der Allantois, welcher zu demselben Zwecke Verwendung findet. Auch ein kleiner Rest des Eiweißsackes bleibt wahrscheinlich am distalen Pole des aufgenommenen Dottersackes haften.

Dieser selbst ist auch in der Bauchhöhle, abgesehen davon, daß er mit dem Nabel zusammenhängt, noch durch den Dottergang mit dem Darme verbunden; trotzdem ist es gewiß, daß, ebensowenig wie zu irgend einer vorhergehenden Zeit, auch jetzt nach dem Ausschlüpfen eine Aufnahme und Verarbeitung von Dotter seitens des Darmes stattfindet; trotzdem wird der Dottersack und sein Inhalt rasch zurückgebildet, wobei das Bindegewebe und Leukocyten hauptsächlich thätig sind. Eines der wichtigsten Organe für die Aufnahme der resorbierten Bestandteile ist offenbar die Leber, denn sie ist beim Hühnchen in den ersten Lebenstagen von Dotterfett völlig gelb gefärbt.

Bei den bis jetzt beobachteten Reptilien scheinen diese Verhältnisse nicht sehr abweichend zu sein. An dem aufgenommenen Dottersacke von Lacerta agilis, welcher, außer mit dem Darme, noch mit der Harnblase zusammenhängt, verschwindet zunächst das Epithel und die Wandanhänge; die Dotterzellen aber, welche um diese Zeit fast den alleinigen Inhalt des Dottersackes darstellen, wandern aus und bilden vermutlich im Körper des Embryo Pigment (Bersch, 1893). [Das letztere soll auch beim Krokodil, bei dem übrigens eine Verbindung des Dottersackes mit der Harnblase und dem Nabel fehlt, der Fall sein (Völtzkow).]

Schließlich schwindet auch die bindegewebige Wand vollständig. Immerhin kann man bisweilen, selbst noch nach langer Zeit, Dottersackreste nachweisen. So fand Strahl solche bei einer halbjährigen Blindschleiche, und Bersch sah bei Lacerta Spuren von Dotter noch beim erwachsenen Tiere in der Nähe der Harnblase, während nach Siebold und Stannius bei straußartigen Vögeln der Dottersack zeitlebens fortbestehen soll.

Geschichte. Da oben für die meisten Angaben bereits die Gewährsmänner angeführt sind, so erübrigen hier nur noch kurze Notizen.

Eine oberflächliche Kenntnis der Eihäute besaß man bereits in sehr früher Zeit; wie man denn auch die Bezeichnung „Amnion“ auf das griechische Wort ὁ ἀμνεῖος oder τὸ ἄμνιον — Schafhaut — zurückführt und meint, daß diese Hülle zuerst beim Opfern trächtiger Schafe gesehen wurde. In der That finden sich bei Aristoteles und Galen Andeutungen, aus denen hervorgeht, daß ihnen die Hüllen des Foetus nicht unbekannt geblieben waren; ja letzterer scheint dieselben sogar bei einigen Formen sehr sorgfältig beobachtet zu haben.

Die Anatomen, welche nach der Oede des Mittelalters beim Wiederaufleben der Wissenschaften sich auch mit jenem Abschnitt der Entwickelungsgeschichte und zwar im besonderen beim Hühnchen beschäftigten, zeigen zwar, daß sie mancherlei gesehen haben müssen, die Angaben des Fabricius ab Aquapendente (A. L. I, 1687), Harvey (A. L. I, 1651, 1737), Steno (1664), Needham (A. L. I, 1667), Malpighi (A. L. I, 1687), Claudner (1689), selbst bis auf den berühmten Haller (1758) hin über diesen Gegenstand sind jedoch noch derart, daß wir sie heute oft nur mit Mühe deuten können.

Was, im einzelnen betrachtet, nun das Amnion anbelangt, so beschäftigte sich, obgleich es schon lange bekannt war, erst Casp. Friedr. Wolff (A. L. I, 1768) eingehender mit demselben, ohne allerdings auf die Frage nach seiner Entwickelung sich näher einzulassen; er unterscheidet an ihm eine Kopfhülle oder Kopfkappe (Vagina capitis) von einer Schwanzhülle (Involucrum caudae). Von ihm stammt auch die Bezeichnung falsches Amnion — im Gegensatz zum wahren Amnion — für jene von Dottersackfalten eingefaßte Grube der Keimhaut (v. Bär's allgemeine Kappe oder Involucrum), in welche der Embryo anfangs einsinkt.

Bei den Reptilien (Eidechsen) wurde ein Amnion zuerst von Emmert und Hochstetter (1810 und 1818) beschrieben und als Schutzhülle des Embryo aufgefaßt.

Als ein sehr bedeutender Fortschritt war es zu bezeichnen, als Pander (1817, 1818) die Entwickelung des Amnion auf eine Erhebung von Falten und Zusammenwachsen derselben in einer Längsnaht zurückführte und dabei auch sah, daß aus der inneren Lamelle der Doppelfalte das wahre Amnion, aus der äußeren das falsche Amnion sich bildet (Pander's falsches Amnion bedeutet aber etwas anderes als die gleiche Bezeichnung Wolff's; es ist die seröse Hülle, welche auch heute noch, namentlich von englischen Autoren, oft falsches Amnion genannt wird). Sobald dann noch durch K. E. v. Bär in der ihm eigenen klaren Weise der ganze Bildungsmodus des Amnion geschildert — über die von ihm gemachten Unterschiede zwischen Kappen und Scheiden ist oben berichtet worden — und die Bedeutung der „serösen Hülle“, wie er das falsche Amnion Pander's nannte, für die Eihüllen erschlossen worden war, hatte die Erkenntnis desselben einen gewissen Abschluß gefunden, nachdem vorher noch Tiedemann (1828) über die Eihüllen der Schildkröten, Volkmann (1834) über die der Natter einige Bemerkungen gemacht und Mertens (1830) über die „Foetushüllen im Vogelei“ eine Anzahl brauchbarer Notizen und Abbildungen gebracht hatten.

Abgesehen von den Werken Remak's (A. L. I, 1850—55) und His' (1868), in denen die bis dahin gefundenen Resultate weiter verwertet und erläutert wurden, ist dann Jahre hindurch nichts Wesentliches der Lehre vom Amnion hinzugefügt. Das erfolgt erst wieder durch eine ganze Reihe vortrefflicher Untersuchungen Strahl's über Entwickelungsvorgänge bei Lacerta, in denen er unter anderem zum ersten Mal den vorher noch nicht bekannten Zustand des zweiblätterigen, noch mesodermfreien Amnion beschreibt (1882—1884). Diese Entdeckung des „Proamnion“, wie es bald darauf (1884) von Van Beneden und Julin genannt wurde — war übrigens ziemlich gleichzeitig auch von C. K. Hoffmann (1884) gemacht worden, der auch die Beobachtungen Strahl's bestätigen konnte (1884*). Ravn (1886, 1889, 1895, 1898) hat dann später die mesodermfreie Zone in der Keimscheibe und das Proamnion des Hühnchens und der Eidechse in einigen sehr genauen, aber nicht ganz leicht verständlichen Arbeiten noch näher beschrieben und die verwickelten Verhältnisse dabei nach den verschiedensten Seiten hin beleuchtet. Auch Shore und Pickering (1889) beschäftigten sich mit dem Proamnion des Huhnes. Durch Mitsukuri (1890) wurden die Eihüllen der Schildkröten sorgfältig geschildert, und wir erfahren von ihm außer anderem als neue Thatsache, daß die Verbindung zwischen Amnion und der serösen Hülle bei diesen während des ganzen Embryonallebens

bestehen bleibt und in späteren Stadien einen bedeutenden Einfluß auf die gesamte Entwickelung der Eihüllen ausübt. Ganz ähnliche Verhältnisse findet dann Hirota 1894 auch beim Hühnchen, bei dem dieselben wunderbarerweise bis dahin völlig übersehen worden waren. Mitsukuri entdeckt auch den Amniongang der Schildkröten, welchen Mehnert (1894) in einer eingehenden Arbeit über den Bau und die Funktion des Amnion bei Emys lutaria taurica ebenfalls beschreibt. Schauinsland (1899) findet denselben bei Sphenodon auf, wo er von Dendy (1899) und Thilenius (1899) auch gesehen wird, und weist ihn (1901) bei einer Reihe Vögel in teils sehr ausgebildeter, teils reduzierter Form nach, dabei den Einfluß der Schwanzfalte an seiner Entstehung betonend; bei einigen derselben entdeckt er ein weiteres Anhangsorgan, den „vorderen Amnionzipfel".

Die äußerste, nicht nur den ganzen Embryo bekleidende, sondern auch das Ektoblast des Amnion und der serösen Hülle deckende Epithelschicht beschreibt Mehnert (1894) als Teloderm (das zum Teil mit der auch von Hubrecht aufgefundenen und Trophoblast genannten Zellenlage gleichbedeutend ist). Schauinsland beobachtet dasselbe (aber nur auf der serösen Hülle) bei Sphenodon (1899) und Chamaeleo (1901) in sehr starker Ausbildung und bezeichnet es als Vorläufer des Chorionepithels der Säugetiere, indem er dabei die ernährende Funktion aller Serosazellen als wahrscheinlich hinstellt.

Mit der Theorie und der phylogenetischen Entwickelung des Amnion beschäftigen sich Balfour (A. L. II, 1881), Ryder (1886), Selenka (1892), Van Beneden und Julin (1884), Hubrecht (1895) und namentlich Semon (1894, 1894*, 1896) mit mehreren sehr wertvollen Publikationen. Neuerdings fand Schauinsland beim Studium zahlreicher Sauropsiden einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen der Zeit des Auftretens und der Entwickelung des Proamnion, sowie der Einwanderung des Mesoblast in dasselbe und in die Amnionfalten und endlich auch der Ausbildung der Amnionnaht. Seine Auffassung der Phylogenese des Amnion entwickelt er in Anknüpfung an die merkwürdige Entstehung dieser Hülle bei Chamaeleo.

Wenngleich man eine Eihaut, die man als Allantois bezeichnete (Membrana allantoides — wurstförmige Haut — nach der Gestalt dieses Organes bei den Huftieren), bereits in den frühesten Zeiten wenigstens bei einigen Säugetieren kannte, so hat es doch sehr lange gewährt, bis man nicht allein den gesamten Entwickelungsgang dieser Eihülle zu begreifen lernte, sondern auch nur dahin gelangte, festzustellen, was man eigentlich alles als Allantois zu bezeichnen habe und was nicht. Nicht nur zur Zeit C. Fr. Wolff's, der offenbar noch die Allantois mit dem „Nabelbläschen" verwechselte, sondern bis zu K. E. v. Bär hin herrschte eine solche Verwirrung und Unsicherheit auf diesem Gebiet, daß oft „für verschiedene Gegenstände derselbe Namen gegeben, mit verschiedenen Namen derselbe Gegenstand bezeichnet wurde" (Valentin, A. L. II, 1835). Es soll damit allerdings nicht gesagt werden, daß trotzdem nicht auch schon damals manche richtige Beobachtung — wie z. B. von Oken (1807), v. Tredern (1808), Meckel (1808, 1812), Dutrochet (1818) u. a. — gemacht wurde. So kennen auch Emmert und Hochstetter die Allantois der Eidechsen (obgleich sie dieselben nicht mit diesem Namen belegen, sondern für ein „Chorion" halten, während Oken bereits richtig das „Vogelchorion" mit der „Allantois" der Säuge-

tiere verglich), sehen sie als kleines Bläschen aus dem Bauche des Foetus hervorsprossen und sich dem Amnion und der „Dotterhaut" fest anlegen, und nehmen auch an, daß sie keine ernährende Flüssigkeit — wie man bis dahin fast allgemein glaubte — sondern eine secernierte enthalte. Ebenso vermuten sie auch bereits, daß das „Chorion" nicht allein eine sekretorische Thätigkeit ausübe, sondern auch zur Aufnahme von Luft diene und als eine Art Lunge funktioniere [was vor ihnen schon Dutrochet (1817, 1818) und selbst Blumenbach (1791) vermutet hatte].

Beim Huhn hat Pander (1817) die Entstehung der Allantois aus dem „Mastdarm" — was für spätere Stadien wohl richtig ist — gesehen, er nennt sie aber ebenfalls „Chorion" und bemerkt dabei, daß das Chorion keine Allantois sei; eine solche finde sich beim Huhn nicht vor, wenn anders man nicht mit Oken annehmen wolle, daß das Chorion gleichbedeutend mit der Allantois der Säugetiere sei. Im übrigen beobachtete er auch, wie sich das Organ allmählich in den Raum zwischen Amnion und Keimhaut hineinerstrecke und später allmählich das ganze Ei umwachse. Die Nabelgefäße des „Chorion" kennt er ebenfalls. Dieselben hatte vorher übrigens bereits Blumenbach (A. L. I, 1791) abgebildet.

Alle diese richtigen Beobachtungen litten indessen außerordentlich unter den zu mannigfachen Verwirrungen Anlaß gebenden, verschiedenartigen Benennungen, und erst nach 1830 etwa war man so weit gekommen, sich teilweise wenigstens darüber zu einigen, was eigentlich Allantois genannt werden solle. Von größtem Werte hierfür waren die historischen Erörterungen, welche C. E. v. Bär (1837) über diesen Gegenstand anstellte; durch sie wurde, wenigstens was die Bezeichnung anbelangt, zum ersten Mal Klarheit geschaffen. In Bezug auf die Entstehung des Organes hatte v. Bär schon früher (1828) die Angaben mitgeteilt, daß die Allantois oder der „Harnsack" — wie er, um Verwechselungen vorzubeugen, dieselbe zu nennen vorschlug — beim Hühnchen $2^1/_2$ Tage nach Beginn der Bebrütung als eine bläschenförmige Ausstülpung erscheine und aus zwei Blättern, dem Schleimblatte und dem Gefäßblatte, bestehe; und durch Joh. Müller war auch (1830) die erste nicht schematische Abbildung eines ziemlich frühen Entwickelungsstadiums der Allantois beim Huhn gebracht worden.

Auf diesem Standpunkt verharrte die Kenntnis der Allantoisentwickelung geraume Zeit, bis durch Reichert (1840) eine ganz neue Auffassung derselben begründet wurde, nach der nämlich dieses Organ beim Hühnchen aus zwei soliden Höckern entstände, die miteinander verwüchsen und erst später hohl würden; eine ursprüngliche Verbindung mit den Urnieren wurde dabei als nicht unwahrscheinlich hingestellt. Diesen letzteren Irrtum beseitigt Remak (1851), der seinerseits die Allantois ebenfalls als eine doppelte solide Wucherung beschreibt, die aber bald unpaar würde und durch eine vom Darm her einwachsende Röhre einen Hohlraum erhielt. Dadurch, daß er einen früheren als den bläschenförmigen Zustand der Allantois kennen lehrte, den Hohlraum derselben aber zum Darm in Beziehung setzte und auch eine Beteiligung des inneren Keimblattes feststellte, hatte er sowohl v. Bär als auch Reichert gegenüber einen Fortschritt gemacht und seine Anschauungen wurden auch allgemein (z. B. unter anderem auch in Kölliker's Lehrbuch) angenommen.

Bornhaupt (1867) hat dann das Verdienst, angegeben zu haben, daß das geschlossene Darmrohr gar nicht erst einen besonderen Fortsatz in die Anlage der Allantois hineinzuerstrecken nötig habe, sondern daß die Höhle derselben gewissermaßen in der Darmbildung selbst inbegriffen sei, während His (1868) zwei im Bereiche des Beckenendes des Embryo gelegene Röhrenschenkel beschreibt, von denen der obere zum Enddarm, der untere zur Allantois werde; von Allantoishöckern als erster Anlage derselben spricht er dagegen nicht mehr. Die His'sche Auffassung wird von Dobrynin (1871) weiter ausgeführt und ihr als neu hinzugefügt, daß der Enddarm bei seinem Entstehen nach hinten und unten hin von einem Wulst begrenzt werde, der ihn caudalwärts von einer schon außerhalb des eigentlichen Embryo gelegenen Falte trennt, die vom Darmdrüsenblatt ausgekleidet sei und die erste Anlage der Allantois darstelle.

Durch seine äußerst sorgfältigen Untersuchungen hat dann Gasser (1873, 1874) die Forschung über die Allantoisentwickelung beim Hühnchen zu einem derartigen Ende geführt, daß bis heute seinen Angaben kaum etwas von Bedeutung hinzugefügt wurde; dadurch, daß er die ältere Ansicht, die Allantois zeige zu einer gewissen Zeit eine solide, vorübergehend doppelte Anlage in Form eines Höckers, wieder aufnahm und diesen Höcker auf die Bildung der Allantoiswand bezog, daneben aber (mit Dobrynin) die Bedeutung der caudalwärts vom Enddarme im Darmdrüsenblatt befindlichen Falte oder Ausstülpung für die Allantoishöhle betonte, gelang es ihm, erst ein wirklich richtiges Bild dieses Organes zu geben.

Strahl machte die interessante Entdeckung (1880, 81, 82, 83), daß bei einigen Reptilien (Lacerta) ein von dem der Vögel abweichender Entwickelungstypus der Allantois vorkomme, indem sich dieselbe bei diesen in der That anfangs solide anlege und erst später hohl werde. Corning (1895) sah dasselbe auch bei Tropidonotus und Anguis und fand überdies bei Lacerta die eigentümlichen Durchbohrungen der Allantois gegen das Cölom hin, während C. K. Hoffmann und Janosik (1898) Kommunikationen zwischen der Allantois und der Amnionhöhle nachwiesen.

Erwähnt muß es auch werden, daß v. Kupffer (1878 und 1879) gelegentlich seiner Beschreibung der Urdarmeinstülpung bei Reptilien die Ansicht aussprach, daß der eingestülpte Blindsack hintereinander verwendet werde zur Bildung des Canalis neurentericus, der Kloake, des Urachus und der Allantois; hat sich in Bezug auf letztere diese Meinung auch nicht bestätigt, so ist es doch bekannt, von welch' großer Tragweite sonst diese seine Entdeckung gewesen ist.

Die sehr verwickelten Zustände der Allantois in späteren Stadien wurden allmählich durch wichtige Arbeiten von Mitsukuri (1890), Hirota (1894), H. Virchow (1891), Fülleborn (1894), Duval u. a. klargestellt; letzterem verdanken wir namentlich unsere Kenntnisse über den eigentümlichen, von der Allantois in Verbindung mit der serösen Hülle gebildeten „Eiweißsack" (H. Virchow), den er als erster beschrieb und mit dem Namen „Placenta" belegte.

Die merkwürdigen Veränderungen der Allantois zusammen mit der serösen Hülle und dem Dottersack bei einigen lebendig gebärenden Reptilien wurden von Studiati (1855) und Giacomini (1891, 1892, 1893) bei Seps, sowie von Legge (1897, 1899) und Mingazzini (1898) bei Gongylus dargestellt. Die Gefäße der Allantois beschrieben C. E. v. Bär,

Dalrymple (1844), Budge (1880, 1881), Duval, Mitsukuri (1890), H. Virchow (1891), Popoff (1894), Hirota (1894) und namentlich Fülleborn (1894) u. a., während sich mit der Funktion des Organes unter anderen Jacobson (1823) — der zuerst in der Allantois Harnsäure nachwies —, Dareste (1857), Vulpian (1858), Pott (1882), Preyer (1884) und Duval (1884) beschäftigten.

Die Zahl der Arbeiten, welche über den Dottersack handeln, ist eine verhältnismäßig geringe; namentlich in der ersten Zeit der embryologischen Forschung finden wir oft nur kurze Notizen über denselben. Leveillé (1800) beschäftigt sich wohl zum ersten Mal etwas eingehender mit diesem Gegenstand. Obgleich seine Arbeit im übrigen noch eine Menge Irrtümer enthält — seine Beschreibung der einzelnen Eihäute, von denen er fünf unterscheidet, ist noch völlig unklar —, und obgleich er fälschlich die von Haller (1758) und auch von Vicq d'Azyr (1797) beobachteten, Vasa lutea genannten Gefäße in den Dottersacklamellen als solche nicht anerkennt, so hat er dennoch das Verdienst, im Gegensatz zu Haller, die Ansicht von der Ernährung des Hühnchens im Ei vermittelst seiner eigenen Digestionsorgane widerlegt zu haben. Während man früher fast allgemein annahm, daß die Früchte von dem Amnionwasser oder sogar von dem Inhalt der Allantois sich derart ernährten, daß sie diese Stoffe entweder mit ihren eigenen Verdauungsorganen verarbeiteten oder sie durch die Haut aufsaugten, so zeigt er, daß die Ernährung des Embryo sowohl während der ganzen Brütezeit als auch noch eine Weile später nur durch den Dotter erfolge und zwar vermittelst der Vasa omphalo-meseraica. Die allmähliche Aufnahme des Dotters in die Leibeshöhle kannte er ebenfalls. Letzteres sahen Emmert und Hochstetter (1810 und 1818) bei den Eidechsen auch und beobachteten außerdem bereits, daß bei ihnen auch Ausnahmen davon vorkommen könnten, indem bisweilen der Dottersack nicht aufgenommen, sondern abgeworfen würde.

Pander brachte (1817) eine ausgezeichnete Abbildung der Gefäße des Dottersackes. Dann war es aber wieder v. Bär, welcher, wie auf so vielen anderen Gebieten, auch bei diesem Organ das Verständnis derartig förderte, daß im großen und ganzen seine Angaben und Bezeichnungen bis heute giltig geblieben sind.

Indem dann nur noch erwähnt werde, daß Dalrymple (1844) Angaben über das Kapillarsystem und Courty (1849) über die Wandanhänge des Dottersackes machten, sei im übrigen auf die vorangegangene Abhandlung selbst und auf das Litteraturverzeichnis hingewiesen. Dagegen muß hier aber noch betont werden, daß ein großer Teil der Fortschritte, welche in den letzten Jahrzehnten bezüglich unserer Kenntnisse von dem Dottersack oder „Dotterorgan" bei Vögeln und Reptilien gemacht wurden, vor allem den sehr umfangreichen und genauen, aber nicht gerade leicht lesbaren Arbeiten H. Virchow's (1874, 1875, 1888, **1891**, 1892, 1893, 1896), und dann auch den Untersuchungen Strahl's (1883, 1884, 1885, **1887**, 1894) zu verdanken ist.

Popoff (1894) gab eine exakte, von vorzüglichen Abbildungen begleitete Schilderung des Dottersackkreislaufes, dessen Kenntnis auch von Semon (1894) gefördert wurde, Mehnert (1894) machte Mitteilungen über den Dottersack bei Emys, Schauinsland (1899) beschrieb den verhältnismäßig einfachen, in theoretischer Hinsicht wichtigen Bau der Dottersackwand bei Sphenodon, während Völtzkow (1901) über den Dottersack beim Krokodil arbeitete.

Litteratur.

Bersch, C. *Die Rückbildung des Dottersackes bei Lacerta agilis. Anat. Hefte.* **1893.**

Bornhaupt, T. *Untersuchungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Dorpat. Diss. Riga* **1867.**

Budge, J. *Einige Bemerkungen über den Ductus vitello-intestinalis bei Vögeln. Müller's Arch.* **1847.**

Budge, A. *Ueber ein Kanalsystem im Mesoderm von Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Phys.* **1880.**

— *Ueber die Harnblase bei Vogelembryonen. Deutsche med. Wochenschr. Bd. VII.* **1881.**

— *Mitteilungen über die Lymphgefäfse der Allantois. Med. Centralbl.* **1881.**

— *Ueber das dem zweiten Blutkreislauf entsprechende Lymphgefäfssystem bei Hühnerembryonen. Centralbl. f. med. Wiss. Bd. XIX.* **1881.**

— *Beitrag zur Lehre vom Kreislauf beim Hühnerembryo. C. R. Congr. intern. sc. méd. Copenhague (1884).* **1886.**

Charbonnel-Salle et **Phisalix.** *De l'évolution postembryonnaire du sac vitellin chez les oiseaux. C. R. Acad. sc. Par.* **1886.**

Claudner, Gabr., *Pullorum cuculi exclusio vera. Ephemerid. Acad. Caes.-Leopold.* **1689.**

Corning, H. C. *Ueber die erste Anlage der Allantois bei Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII.* **1895.**

Courty, A. *Ueber den Bau und die Verrichtungen der Dotteranhängsel der Vesicula umbilicalis des Huhnes. Froriep's Not.* **1849.**

Dalrymple, J. *On the vascular arrangement of the capillary vessels of the allantois and vitelline membranes in the incubated egg. Trans. Micr. Soc.* **1844.**

Dareste, C. *Sur l'influence qu'exerce sur le développement du poulet l'application totale d'un vernis ou d'un enduit oléagineux sur la coquille de l'oeuf. Mem. Soc. biol.* **1857;** *Ann. sc. nat.* **1861.**

— *Sur l'absence totale de l'amnios dans les embryons de poule. C. R. Acad. sc. Par.* **1879.**

— *Sur le rôle de l'amnios dans la production des anomalies. C. R. Acad. sc. Par.* **1882.**

Dobrynin, P. v. *Ueber die erste Anlage der Allantois. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* **1871.**

Dutrochet. *Untersuchungen über die Fötushüllen. Mém. du Mus. Vol. III.* **1817;** *in Isis herausgegeben von Oken. Jena 1818.*

Duval, M. *Etude sur l'origine de l'allantoide chez le poulet. Rev. sc. nat. Paris* **1877.**

— *Sur une organe placentoide chez l'embryon des oiseaux. C. R. Acad. sc.* **1884.**

— *Etudes histologiques et morphologiques sur les annexes des embryons d'oiseau. Journ. de l'anat. et phys. Paris. T. XX.* **1884.**

Erdös. *Entwickelung der Allantoishöhle bei den Eidechsen. Sitz.-Ber. Akad. Budapest.* **1884.**

Frommann, C. *Zur Lehre von der Struktur der Zellen und der Dotterhaut des Hühnereies. Jena* **1875/78.**

— *Ueber die Struktur der Dotterhaut des Huhnes. Sitz.-Ber. Jenaische Ges. f. Medizin u. Naturw.* **1879.**

Fülleborn, F. *Beiträge zur Entwickelung der Allantois der Vögel. Diss. Berlin* **1894.**

Gasco. *Negli uccelli non si ha placenta poichè il sacco dell' albume nella sua coustituzione e funzione è independente dall' allantoide. Atti XI. Congr. med. intern. Roma* **1894.**

Gasser, E. *Ueber Entwickelung der Allantois. Med. Diss. Marburg* **1873.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Allantois, der Müller'schen Gänge und des Afters.* **1874.**

Giacomini, E. *Materiali per la storia dello sviluppo del Seps chalcides. Monit. zoolog. ital. No. 9 u. 10. Firenze* **1891.**

— *Contributo alla migliore conoscenza degli annessi fetali nei Rettili. Monit. zool. ital. Anno II. No. 7 u. 8; Anno III. No. 6.* **1892.**

— *Sul meccanismo di recezione del sacco vitellino nella cavità abdominale degli Uccelli paragonato a quello dei Rettili. Monit. zool. ital. Anno IV. No. 8.* **1893.**

— *Nuovo contributo alla migliore conoscenza degli annessi fetali nei Rettili. Monit. zool. ital. No. 7.* **1893.**

Götte. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen* **1867.**

Gruve. *Studien über letzte Entwickelungsvorgänge im bebrüteten Vogelei. Diss. Greifswald* **1878.**

Haller. *Sur la formation du coeur dans le poulet; sur l'oeil; sur la structure du jaune etc. 2 vol. Lausanne* **1758.**

Hirota, S. *On the sero-amniotic connection and the foetal membranes in the chick. Journ. Coll. Soc. Imp. Univ. Tokio* **1894.**

— *Sero-amniotic connection and foetal membranes of the chick. Journ. R. micr. Soc. London* **1894.**

Hochstetter. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. II. Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. IX.* **1892.**

— *Entwickelung des Venensystems der Wirbeltiere. Ergebnisse Anat. u. Entwickelungsgeschichte Bd. III.* **1893.**

Hoffmann, C. K. *Ueber das Amnion des zweiblätterigen Keimes. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIII.* **1884.**

Horner, Fr. R. *On some discoveries relative to the chick in ovo and its liberation from the shell. Report Brit. Assoc.* **1853.**

Hotz, A. *Das Epithel des Amnions. Diss. Bern.* **1878.**

Hubrecht, A. A. W. *Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes. Verh. K. Akad. Amsterdam. II. Sectie.* **1895.**

Jacobson. *Entdeckung der Harnsäure in der Allantoisflüssigkeit der Vögel. Meck. Arch.* **1823.**

Janosik, J. *Zur Allantoisentwickelung bei Lacerta agilis. Anat. Anz.* **1896.**.

— *Quelques remarques sur le développement de Lacerta agilis. Bibliogr. anat. Paris. T. VI.* **1898.**

Kopsch, Fr. *Die Entstehung des Dottersackentoblast und die Furchung bei Belone acus. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys.* **1901.**

Kupffer, C. *Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbeltiere. Zool. Anz.* **1879.**

Legge, Franc. *Sulla disposizione degli annessi fetali nel Gongylus ocellatus (Forsk.). Bull. Acad. med. Roma. Anno XXIII.* **1897.**

— *Ulteriori osservazioni sulla disposizione degli annessi fetali nel Gongylus ocellatus. Allantoide e circolazione. Monitore zool. ital. Anno X.* **1899.**

Leveillé, F. R. F. *Dissertation physiologique sur la nutrition des foetus considérés dans les mammifères et dans les oiseaux. Paris, chez Villier, an 7. Journ. de physique, de chimie et d'histoire naturelle, Floréal an 7; Auszug in Reil's Arch. für die Phys. Bd. IV.* **1799/1800.**

Meckel, J. Fr. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie. Heft 2.* **1808.**

— *Vorrede zu seiner Uebersetzung der Arbeit C. Fr. Wolff's: Ueber die Bildung des Darmkanals im bebrüteten Hühnchen.* **1812.**

Mehnert, E. *Ueber Entwickelung, Bau und Funktion des Amnion und Amnionganges nach Untersuchungen von Emys lutaria taurica (Marsilii). Morphol. Arb. Bd. IV.* **1894.**

— *Biomechanik. Jena* **1898.**

Mertens, H. *Beiträge zur Kenntnis der Fötushüllen im Vogelei. Meckel's Arch.* **1830.**

Mingazzini, Pio. *Ricerche sullo sviluppo del Gongylus ocellatus Forsk. Boll. Accad. Gioen. sc. nat. Catania. Fasc. 53/54.* **1898.**

Mitrophanow, P. J. *Note sur la structure et la formation de l'enveloppe du jaune d'oeuf de la poule. Bibliogr. anat. (Nicolas).* **1898.**

Mitsukuri, K. *On the foetal membranes of Chelonia. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokio. Vol. IV. Pt. I.* **1890.**

Olivetti, M. *Ein Beitrag zur Kenntnis der ersten Allantoisbildung. Wien. Med. Jahrb.* **1874.**

Oken und **Kieser.** *Beiträge zur vergleichenden zool. Anatomie und Physiologie. Bamberg und Würzburg* **1807.**

Oppel, A. *Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwickelungszeiten bei Wirbeltieren. Jena* **1891.**

Ostroumoff, A. *Zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse (Phrynocephalus helioscopus). Kasan* **1889** *(Russisch).*

Perenyi, J. v. *Entwickelung des Amnion, Wolff'schen Ganges und der Allantois bei den Reptilien. Zool. Anz.* **1888.**

Popoff, Demetrius. *Die Dottersackgefäſse des Huhnes. Wiesbaden* **1894.**

Pott, R, und **Preyer, W.** *Ueber den Gaswechsel und die chemischen Veränderungen des Hühnereies während der Bebrütung. Pflüger's Arch.* **1882.**

Preyer, W. *Gaswechsel und chemische Veränderungen des bebrüteten Hühnereies. Sitz.-Ber. Jena. Gesellsch. f. Nat. u. Med.* **1882.**

— *Specielle Physiologie des Embryo. Leipzig* **1885.**

Rauber, *Die Gastrula der Wirbeltiere und die Allantois. Zool. Anz.* **1880.**

Ravn, E. *Ueber die mesodermfreie Stelle in der Keimscheibe des Hühnerembryo. Arch. Anat. u. Phys.* **1886.**
— *Bemerkungen über die mesodermfreie Zone in der Keimscheibe der Eidechsen. Anat. Anz. Bd. IV.* **1889.**
— *Ueber das Proamnion, besonders bei der Maus. Arch. Anat. u. Phys.* **1895.**
— *Ueber den Allantoisstiel des Hühnerembryo. Verh. Anat. Ges.* **1898.**
Reichert. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungslehre. Berlin* **1842.**
Robinson, A. *The nutritive importance of the yolk sac. Journ. Anat. and Phys. London* **1892.**
Ryder, J. A. *The origin of the Amnion. Americ. Nat. Vol. XX.* **1886.**
Schauinsland, H. *Beiträge zur Entwickelung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwickelung der Sauropsiden. Anat. Anz.* **1899.**
— *Beiträge zur Kenntnis des Amnion; seine onto- und phylogenetische Entwickelung. Verh. Ges. deutsch. Naturforscher u. Aerzte. Hamburg* **1901.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. I. Sphenodon, Callorhynchus, Chamaeleo. Bibliotheca zoologica* **1901.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. II. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Eihäute der Sauropsiden. Bibliotheca zoologica.* **1902.**
Schenk, S. L. *Beiträge zur Lehre vom Amnion. Arch. mikr. Anat. Bd. VII.* **1871.**
— *Ueber die Aufnahme des Nahrungsdotters während des Embryonallebens. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* **1897.**
Selenka, A. *Placentaranlage des Lutung. Sitz.-Ber. math.-physik. Kl. Akad. Wiss. München* **1901.**
Semon, R. *Ueber die Embryonalhüllen und den Embryonalkreislauf der Amnioten. Verh. Deutsch. zool. Ges.* **1894.**
— *Entstehung und Bedeutung der embryonalen Hüllen und Anhangsorgane der Wirbeltiere. Compt. rend. d. séances d. 3. congrès intern. d. zoologie. Leyde (1895).* **1896.**
Serres. *Des corps glycogéniques dans la membrane ombilicale des oiseaux. Ann. scienc. nat.* **1858.**
Shore, Th. W., *and* **Pickering, J. W.** *The proamnion and amnion in the chick. Journ. Anat. and Phys. London* **1889.**
Soboleff. *Die Verletzung des Amnion während der Bebrütung. Mitteil. Embryol. Inst. Wien* **1883.**
Steno. *De musculis et glandulis observationum specimen cum epistolis duabus anatomicis. Amsterdam* **1664.**
Strahl, H. *Ueber die Entwickelung der Allantois der Eidechse. Marburg. Sitz.-Ber. No. 4.* **1880.**
— *Ueber die Entwickelung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse. Arch. Anat.* **1881.**
— *Die Allantois von Lacerta viridis. Marburg. Sitz.-Ber, No. 2.* **1883.**
— *Die Anlage des Gefäfssystems in der Keimscheibe von Lacerta agilis. Marburg. Sitz.-Ber. No. 4.* **1883.**
— *Die Entwickelungsvorgänge am vorderen Ende von Lacerta agilis und vivipara. Zool. Anz.* **1883.**
— *Ueber den Canalis neurentericus und die Allantois bei Lacerta viridis. Arch. Anat.* **1883.**
— *Bemerkungen über den Kreislauf bei Embryonen von Lacerta agilis und vivipara. Marburg. Sitz.-Ber. No. 4.* **1884.**
— *Vergleich der Bildung der vorderen Amnionfalte beim Säugetier- und Reptilienembryo. Marburg. Sitz.-Ber. No. 4.* **1884.**
— *Der Parablast der Eidechse. Marburg. Sitz.-Ber.* **1885.**
— *Dottersackwand und Parablast der Eidechse. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXXXV.* **1887.**
— *Eihäute und Placenta der Sauropsiden. Ergebnisse Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. I.* **1891.**
— *Ueber Dottersackreste bei Reptilien. Anat. Hefte. I. Abt.* **1894.**
— *Zur Geschichte der Reptilien-Entwickelung. Ergebnisse Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. IV.* **1895.**
Stuart, T. P. A. *A mode of demonstrating the developing membranes in the chick. Journ. Anat. Phys. London. Vol. XXV.* **1899.**
Studiati, C. *Miscellanea di osservazioni zootomiche. Vol. III.* **1855.**
Tidemann. *Entwickelungsgeschichte der Schildkröte. Heidelberg u. Leipzig* **1828.**
Tredern, Ludov. Sebast. *Comes* **ab.** *Diss. inaug. med. sistens ovi avium historiae et incubationis prodromum. Cum. 1. tab. Jenae* **1808.**
Vicq d'Azyr, Fel. *Sur la manière dont le jaune de l'oeuf se comporte dans le ventre du poulet nouvellement éclos. Bull. sc. Soc. philom.* **1797.**

Virchow, H. *Beobachtungen am Hühnerei; über das dritte Keimblatt im Bereich des Dottersackes. Virchow's Arch. Bd. LXII.* **1874.**
— *Ueber das Epithel des Dottersackes im Hühnerei. Diss. Berlin* **1875.**
— *Ueber die physikalisch zu erklärenden Erscheinungen, welche am Dotter des Hühnereies bei der mikroskopischen Untersuchung sichtbar werden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin* **1888.**
— *Der Dottersack des Huhnes. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin. Bd. I.* **1891.**
— *Dotterzellen und Dotterfurchung bei Wirbeltieren. Verh. Anat. Ges.* **1892.**
— *Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LIII. Suppl.* **1892.**
— *Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat. Bd. XL.* **1893.**
— *Dottersyncytium, Keimhautrand und Beziehungen zur Konkrescenzlehre. Ergebnisse Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. VI.* **1896.**
Völtzkow, A. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. IV. Keimblätter, Dottersack und erste Anlage des Blutes und der Gefäfse bei Crocodilus madagascariensis. Abh. Senckenb. naturf. Ges. Bd. XXVI. Frankfurt a. M.* **1901.**
Volkmann. *De colubri natricis evolutione. Diss. inaug. Lipsiae* **1834.**
Vulpian. *La physiologie de l'amnios et de l'allantoïde chez les oiseaux. Mém. Soc. biol. Paris* **1898.**

Siehe außerdem folgende in der allgemeinen Litteraturübersicht aufgeführten Schriften:

v. Bar, C. E. *A. L. I.* **1818, 1839.** — **Balfour.** *A. L. II.* **1881.** — **Blumenbach.** *A. L. I.* **1791.** — **Dendy.** *A. L. III. Rept.* **1899.** — **Duval, M.** *A. L. I.* **1888.** — **Emmert** *u.* **Hochstetter.** *A. L. III. Rept.* **1811.** — **Fabricius ab Aquapendente.** *A. L. I.* **1687.** — **Forster, M.** *u.* **Balfour, F. M.** *A. L. II.* **1874.** — **Giacomini.** *A. L. III. Rept.* **1891** *u.* **1891*.** — **Hertwig, O.** *A. L. II.* **1898.** — **His, W.** *A. L. III. Vögel.* **1868.** — **Hoffmann, C. K.** *A. L. III. Rept.* **1884, 1885** *u.* **1890.** — **Keibel.** *A. L. II.* **1900.** — **Müller, Joh.** *A. L. I.* **1830*.** — **Needham, S.** *A. L. I.* **1667.** — **Pander.** *A. L. I.* **1817** *u.* **1818.** — **Rathke.** *A. L. III. Rept.* **1839.** — **Reichert.** *A. L. III. Vögel.* **1840.** — **Remak.** *A. L. I.* **1850—55.** — **Selenka.** *A. L. III. Säuget.* **1891.** — **Semon.** *A. L. III. Säuget.* **1894.** — **Strahl.** *A. L. III. Rept.* **1882** *u.* **1882*** *u.* **1884.** — **Thilenius.** *A. L. III. Rept.* **1899.** — **Valentin, G.** *A. L. II.* **1835.** — **Wolff, C. Fr.** *A. L. I.* **1768.**

Achtes Kapitel.

Die Embryonalhüllen der Säuger und die Placenta.

Von

Prof. **Hans Strahl.**

Wenn wir versuchen wollen, heute eine Uebersicht über den Aufbau der Embryonalhüllen der Säuger zu geben und im Anschlusse an diese zu schildern, wie sich während der intrauterinen Entwickelung des Fötus die äußerste der Hüllen desselben, das amniogene Chorion, mit der Innenwand des Uterus zur Bildung der fötalen Nähr- und Atemapparate verbindet, so haben wir in dem ersten Teile unserer Aufgabe den weitaus leichter behandelbaren vor uns.

Zwar kann man nicht sagen, daß die bei den Sauropsiden — trotz mancher kleinen Abweichungen im einzelnen — vorhandene Uebereinstimmung in Entwickelung und Aufbau der fötalen Hüllen sich auch bei den Säugern in der gleichen Weise fände. Es kommen hier vielmehr mancherlei Variationen vor. Diese betreffen aber vorwiegend den Entwickelungsgang allein: das Endergebnis desselben, der Bau der fertigen Hüllen, zeigt in den Grundzügen bemerkenswert gleichartige Formen, und die Autoren stimmen, namentlich soweit es sich um die Thatsachen der Beobachtung und deren unmittelbare Deutung handelt, im allgemeinen überein. Nur in theoretischen Auffassungen findet man verschiedene Meinungen.

Weitaus schwieriger wird die Aufgabe für die Besprechung des zweiten Teiles: betrachten wir die Art, wie sich die Hüllen des Embryos mit der Innenwand des Tragsackes verbinden, um Nähr- und Atemorgane für den sich entwickelnden Keimling zu bilden, so sehen wir eine fast überwältigende Fülle von Formen uns entgegentreten: auch hier führen zwar die Wege alle von demselben Ausgangspunkte zum physiologisch gleichen Endziele, aber die Straßen sind hundertfach verschieden.

Und während bei den Embryonalhüllen die Bilder doch wenigstens zum Teil so einfache sind, daß in der allgemeinen Beurteilung derselben die Ansichten der Autoren nicht wesentlich differieren, sehen wir, daß unter den Bearbeitern des Baues der Placenta auch heute

noch in prinzipiellen Fragen die größten Meinungsverschiedenheiten obwalten. Die Deutung dessen, was uns hier im mikroskopischen Präparate entgegentritt, macht bisweilen so außerordentliche Schwierigkeiten, daß selbst in der Auffassung des gleichen Bildes, in der Beurteilung desselben Präparates die Meinungen noch auseinandergehen; und man kann sich darüber kaum wundern, denn es kommen in der That hier und da Objekte vor, die für uns heute noch nicht eindeutig sind.

Zu diesen Schwierigkeiten gesellen sich mancherlei andere: In vielen Placenten sind die Veränderungen, die im Laufe der Tragzeit vor sich gehen, sehr ausgiebige. Die Bilder aus der Zeit kurz vor dem Wurfe weichen von denen der Ausgangsstadien ungemein ab. Kaum bei irgend einem anderen Entwickelungsvorgange spielt die Vollständigkeit der Reihe für die Sicherheit des Urteiles eine solche Rolle wie hier. Und diese Vollständigkeit auch nur annähernd zu erreichen, macht für viele Fälle ganz ungemeine Schwierigkeiten, stellt oft die größten Anforderungen an die technischen Fertigkeiten und namentlich an die Geduld des Arbeiters und ist in einer Anzahl derselben auch dann, wenn diese allen billigen Ansprüchen genügen, einfach nicht zu erreichen.

Gegenüber solchen erschwerenden Momenten sind nun allerdings auch eine Reihe von günstigen zu nennen; hier in erster Linie, daß in unserer arbeitsfreudigen Zeit die Zahl derer, welche an der Bearbeitung der Placenta teilgenommen haben und noch teilnehmen, außerordentlich groß ist; das Material, welches nur in den letzten 15 Jahren durch die Laboratorien gegangen ist, ist ein geradezu immenses. Nicht alle haben sich mit gleichem Glücke versucht, die Ergebnisse im ganzen können aber nur als sehr erfreulich bezeichnet werden. Besonders ist hervorzuheben, mit welchen Anstrengungen die Autoren verstanden haben, sich Material zu verschaffen. Das ist zum Teil schon bei unseren einheimischen, selbst bei den domestizierten Tieren nicht leicht: manche Autoren haben aber auch die Schwierigkeit der Beschaffung von Material tropischer und arktischer Säuger nicht gescheut, so daß namentlich für die ersteren unsere Kenntnisse in den letzten Jahren sehr wesentlich erweitert sind. Immerhin ist die Zahl der bekannten Formen und besonders die der eingehender auf den ganzen Entwickelungsgang der Placenta untersuchten gegenüber den unbekannten noch gering.

Ein wesentlichstes Interesse konzentriert sich natürlich in letzter Linie auf die Untersuchung und Erforschung der menschlichen Placenta. Diese hat, wie es in der Natur der Sache liegt, in der Beschaffnng ihres Materiales mit ganz besonderen Schwierigkeiten zu kämpfen. Die ersten Stadien der Entwickelung des menschlichen Eies sind uns heute noch unbekannt; unbekannt auch die ersten Anlagerungsvorgänge des menschlichen Eies an die Uteruswand. Aber es hat sich auch in dieser Beziehung das Material in den letzten Jahren vermehrt, und manch schöner, unerwarteter Befund ist gemacht; wenn auch das Fundament noch fehlt, Material für den Weiterbau ist reichlich vorhanden, und es wird unzweifelhaft die Zeit kommen, in der manches, was heute scheinbar unnütz beiseite liegt, für diesen verwendet werden kann, weil wir die Stelle wissen werden, an welcher es einzufügen ist.

Es ist klar, daß man unter diesen Umständen mehr als sonst darauf angewiesen ist, der Hypothese einen gewissen Spielraum zu lassen, in Gedanken eine Brücke zwischen Stadien da zu schlagen, wo uns die materielle Unterlage heute noch fehlt, um eben einen vorläufigen Zusammenhang, um die Möglichkeit des Verständnisses zu bekommen. Es wird sich hiergegen kaum etwas sagen lassen, wenn es mit der richtigen Wertschätzung der Hypothese geschieht.

Das ist früher allerdings nicht immer den berechtigten Anforderungen entsprechend geschehen, doch kann man in der neueren Litteratur eine Wendung zum Besseren auch hier nicht verkennen.

Für den Gang der Darstellung bemerke ich, daß ich die Besprechung der Embryonalhüllen von derjenigen des Aufbaues der Placenta geschieden habe; ebenso habe ich, und zwar lediglich aus praktischen Rücksichten, den Embryonalhüllen, sowie der Placenta des Menschen eine gesonderte Besprechung zu teil werden lassen.

Ferner erschien es mir gerade für unser Kapitel nicht zweckmäßig, in allen Teilen den der Uebersichtlichkeit halber empfehlenswertesten Weg zu gehen und, mit den Monotremen und Marsupialiern beginnend, die einzelnen Säugetierordnungen der Reihe nach vorzuführen und beim Menschen abzuschließen.

Die Embryonalhüllen und namentlich der Bau der Placenta zeigen uns keine vom Einfacheren zum Vollendeteren oder sagen wir nur zum Komplizierteren schreitende Reihe, welche in dem gleichen Sinne liefe, in dem der Systematiker die Säuger gruppiert.

Der Gang unserer Darstellung kann demnach zunächst einmal für die Embryonalhüllen zweckmäßig so gewählt werden, daß wir zuerst die Embryonalhüllen der Monotremen besprechen, welche mit denjenigen der Sauropsiden eine weitgehende Uebereinstimmung aufweisen, und dann zusammenfassend die Abweichungen vorführen, welche die Embryonalhüllen der viviparen Säuger diesen gegenüber aufweisen.

Auch bei den Placenten können wir vielfach die in ihrem Bau übereinstimmenden Formen zusammenfassen, ohne daß wir auf die sonstige Zugehörigkeit zum System Rücksicht zu nehmen brauchen; nur bei Besprechung der diskoidalen Placenten stellen wir die Placentarbildung einzelner Säugetierordnungen in besonderen Kapiteln nebeneinander.

Einen guten Teil meiner Schilderung, in erster Linie den über die tierischen Placenten, konnte ich auf eigene Untersuchungen stützen. Es handelt sich aber hier um Dinge, die vielfach in sehr lebhafter Erörterung begriffen sind, und ich habe nach bestem Ermessen auch diejenigen zu Worte kommen lassen, welche von meinen Anschauungen abweichen, wobei ich allerdings auf ein genaueres Eingehen auf speciellere Kontroversen verzichte; überall im einzelnen die Litteraturnachweise zu geben, erscheint bei der enormen Placentarlitteratur unthunlich; für diejenige der letzten 10 Jahre kann ich Interessenten auf meine Berichte in den Ergebnissen der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel und Bonnet verweisen.

Auch in den Abbildungen habe ich mich, so gut es ging, an eigene Präparate gehalten, von denen ich eine ziemlich reichhaltige Sammlung benutzen konnte. Ich habe dabei vorwiegend solche Bilder herzustellen mich bemüht, welche die in der Litteratur bis dahin vorhandenen ergänzen und habe Wiederholungen thunlichst zu vermeiden gesucht.

Dabei habe ich einen ziemlich ausgiebigen Gebrauch von der Photographie gemacht; die Abbildungen sind dann zum Teil direkt nach solchen hergestellt oder es wurden, wenn nötig, die Positive auf mattem Papier angefertigt und nachträglich durch Zeichnung ergänzt. Für die in dieser Weise behandelten Abbildungen hat die Photographie also nur den Wert der Unterlage für die Zeichnung, und dieselben stellen keine rein mechanische Wiedergabe der Objekte dar.

Schemata habe ich zu Gunsten von Abbildungen nach Präparaten möglichst vermieden, obwohl ich weiß, daß sie gerade bei der Schilderung des Aufbaues der Embryonalhüllen eine willkommene Ergänzung der Darstellung geben. Sie würden die Zahl der Figuren ungebührlich vermehrt haben, und zudem hat vor ganz kurzem O. SCHULTZE in seinem Lehrbuche der Entwickelungsgeschichte eine sehr vollständige Reihe von schematischen Figuren der Embryonalhüllen der verschiedensten Säugetierordnungen gegeben.

Neben neuen Präparaten habe ich auch eine Reihe von neuen, bisher anderwärts nicht veröffentlichten eigenen Beobachtungen über die vergleichende Anatomie der Placenta hier und da einflechten können, wie der in der Litteratur Bewanderte bemerken wird. Mancherlei ältere Beobachtungen über den Aufbau der Placenta, die heute als Allgemeingut betrachtet werden können, sind zu Gunsten weniger bekannter neuer in der Darstellung gekürzt oder ganz zurückgestellt.

I. Die Embryonalhüllen der Säuger.

Als Embryonalhüllen im weitesten Sinne werden bei den Säugern alle die Membranen und membranösen Ausscheidungen zusammengefaßt, welche den Embryo — zu den verschiedenen Zeiten der Gravidität in sehr wechselnder Weise — einschließen.

Solche Hüllen werden zum Teil vom Ei mitgebracht, wie die Zona pellucida, oder sie können vom Eileiter oder von der Uteruswand geliefert oder schließlich von der weiter entwickelten Fruchtblase gebildet werden. So scheidet man fötale Hüllen von den mütterlichen.

Die ersteren sind Amnion und amniogenes Chorion; die uterinen können fehlen oder in sehr verschiedener Ausdehnung vorhanden sein, es sind die Deciduen.

Als Anhangsgebilde wären den fötalen Hüllen Nabelblase und Allantois zuzufügen.

Amnion und Chorion, sowie die Nabelblase sind allen Säugern gemeinsam, eine blasenförmige Allantois fast allen. Wo sie fehlt, findet man wenigstens einen die sonst in die Allantoiswand eingelagerten Umbilicalgefäße leitenden Stiel.

Eine eigentümliche, aus Gallertfäden bestehende Hülle, ein HENSENsches Prochorion, dessen Anfangsstadien auch bereits BISCHOFF gesehen, kommt auf ganz jungen Fruchtblasen vom Hunde vor. BONNET hat neuerdings nachgewiesen, daß es entsteht, indem sich Sekret von Uterindrüsen auf dem Oolemma anheftet; dasselbe bleibt bei der Herausnahme der Fruchtblasen aus dem Uterus in Gestalt von feinen Fäden auf der Außenfläche des Oolemma haften. Eine Gallertschicht findet sich zeitweilig auch beim Pferde und beim Kaninchen.

In ihrem allgemeinen Aufbau lassen sich die Embryonalhüllen der Säuger ohne weiteres mit denjenigen der Sauropsiden vergleichen.

Hier wie dort ist der Embryo in mittlerer Entwickelungszeit umgeben von einem aus Hornblatt und parietalem Mesoderm (Hautplatte) gebildeten Amnion; hier wie dort hängt an seinem Intestinaltractus ein Dottersack, die Nabelblase, findet man in dem caudal vom Nabel gelegenen Abschnitte der Bauchwand einen Allantoisstiel, meist hohl, der die nach dem Nabelstrang ziehenden Umbilicalgefäße leitet. Eine hohle Allantois kann in jugendlichen Stadien fehlen, kann vorhanden sein und sich dann zu einer großen Blase entwickeln oder auch klein bleiben. Ihr Stiel und die Umbilicalarterien sind immer da.

Und endlich umhüllt ein amniogenes Chorion, wie dort eine seröse Hülle, den Embryo und die erstgenannten Teile vollkommen.

Neben anderen, weiter zu erwähnenden Besonderheiten ist eine Eigentümlichkeit für den sich entwickelnden Embryo der viviparen Säuger gegenüber den Sauropsiden durchgängig festzuhalten, eine Eigentümlichkeit, die mit der Besonderheit des Ausgangspunktes der Entwickelung zusammenhängt. Die Nabelblase (der Dottersack) ist anfänglich immer klein, da das Ei gegenüber dem großen, dotterhaltigen Ei von Vogel und Reptil nie eine einigermaßen beträchtliche Quantität von Nahrungsdotter entwickelt; im Fortschreiten der Entwickelung kann sich allerdings diese Nabelblase sehr beträchtlich vergrößern, während bei den Sauropsiden dem entgegen ein Stehenbleiben in der Größe oder eine Verkleinerung beobachtet wird.

Sonst aber können wir, namentlich was die Embryonalhüllen der oviparen Säuger, die wir als Ausgangspunkt nehmen, anlangt, unmittelbar an die Hüllen der Sauropsiden anknüpfen. Wir folgen damit dem bisher üblichen Gange der Darstellung, wollen aber doch hier bereits darauf hinweisen, daß vor kurzem Hubrecht die Ansicht aufgestellt hat, daß die Sauropsiden in der Entwickelung ihrer Embryonalhüllen keine primitiven, sondern stark modifizierte Verhältnisse aufweisen. Eine ähnliche Auffassung vertritt Van Beneden. Wir kommen auf die Ausführungen der beiden Autoren unten zurück.

A. Ovipare Säuger.

Die Embryonalhüllen der Monotremen haben wir durch die Untersuchungen von Semon kennen gelernt, welcher dieselben von Echidna aculeata beschrieben hat.

Allerdings sind es nur vorgeschrittenere Entwickelungstadien — Beuteleier — welche Semon als Beobachtungsmaterial vorgelegen haben. Die ersten Entwickelungsstadien fehlen. Immerhin gestattet das bis dahin vorliegende Material einen Ueberblick über die Anordnung der Hüllen im allgemeinen und giebt auch über einige der Entwickelungsvorgänge Aufschluß.

Wir geben in Fig. 121 nach Semon eine Abbildung der Hüllen eines Embryos von Echidna, der sich auf vorgeschrittenen Entwickelungsstadien befindet.

Der Embryo ist eingeschlossen in ein Amnion, welches den Körper ziemlich dicht umhüllt, und an dieses Amnion fügen sich Allantois und Dottersack so an, daß erstere an der rechten, letzterer an der

linken Seite des Embryos liegt und jedes der beiden Anhangsgebilde etwa die eine Hälfte des Amnions deckt.

Ueber Allantois und Dottersack ist eine seröse Hülle gelagert, beide nebst Amnion und Embryo vollkommen umschließend. Nur in einem schmalen mittleren Streifen findet sich eine Lücke zwischen Dottersack und Allantois und entbehrt in dieser das Chorion einer gefäßhaltigen Unterlage.

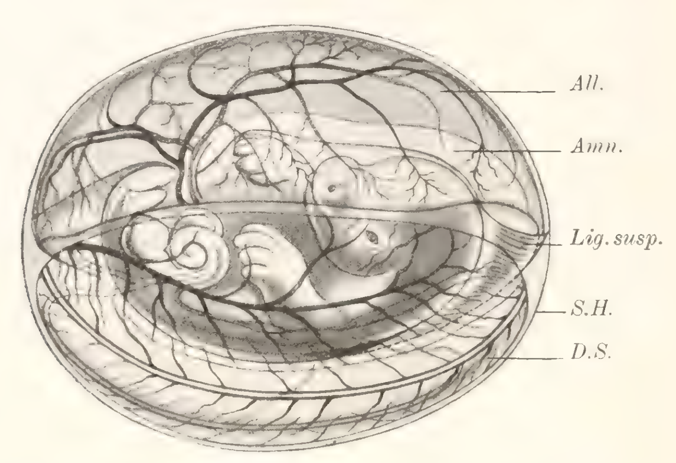


Fig. 121. Embryo von Echidna aculeata in seinen Hüllen. Nach Semon. *All.* Allantois. *Amn.* Amnion. *Lig.susp.* Ligamentum suspensorium des Amnions. *S.H.* seröse Hülle. *D.S.* Dottersack.

Um eine ausreichende Uebersicht über die Anordnung der Hüllen zu geben, füge ich eine schematische Figur bei, welche ich Schultze's Lehrbuch entnehme und, der Fig. 121 entsprechend, mit der Allantois nach oben orientiere (Fig. 122).

Das Schema zeigt ebenfalls das Verhalten des Amnions zum Embryonalkörper, desgleichen, wie sich die Allantois auf der einen, der Dottersack auf der anderen Seite anfügen; endlich die das Ganze einschließende seröse Hülle.

Zugleich läßt die schematische Figur rascher als die andere eine Eigentümlichkeit in den Beziehungen von Amnion und seröser Hülle erkennen, welche Semon besonders hervorhebt; die beiden Stücke lösen sich bei Echidna nicht voneinander, sondern bleiben in einer dem Rücken des Fötus entsprechend verlaufenden Platte von Ektoderm und parietalem Mesoderm miteinander verbunden, einer Platte, welche übrigens auch in Fig. 121 hervortritt. Sie scheidet auf der rechten und unteren Seite der Figur die Ränder von Allantois und Dottersack von-

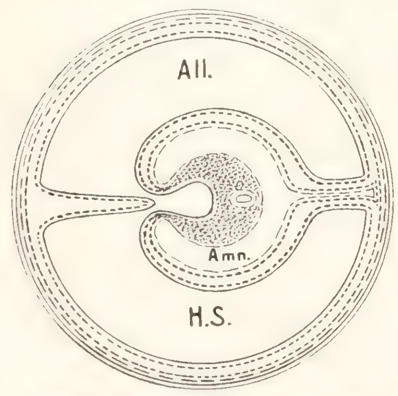


Fig. 122. Embryonalhüllen von Echidna aculeata. Schema. Nach O. Schultze. *All.* Allantois. *Amn.* Amnion. *H.S.* Dottersack.

einander. Ich habe sie dort als das Ligamentum suspensorium des Amnions bezeichnet.

Was den Entwickelungsgang der Hüllen anlangt, so berichtet SEMON, daß in mittlerer Entwickelungszeit ein Proamnion (s. unten) in einer Ausdehnung vorhanden ist, wie man es bei vielen viviparen Säugern findet: der Kopf des Embryos und dessen Vorderkörper bis hinter die Herzanlage und bis zum Vorderrande der vorderen Extremität ragt zeitweilig, nur von Ektoderm und Entoderm bedeckt, in den Dottersack hinein. Im Rande der Einbuchtungsstelle laufen die beiden Venae vitellinae anteriores.

Die Allantois ist mit ihrer distalen, der serösen Hülle anliegenden Fläche mit letzterer fest verbunden, so daß sie ohne Verletzung von ihr nicht zu trennen ist: sie enthält in diesem Abschnitte ein dichtes Netzwerk feiner Gefäße.

Der Dottersack dagegen liegt der serösen Hülle so an, daß er sich bei vorsichtiger Behandlung intakt von ihr ablösen läßt. Seine Gefäße zeigen eine Anordnung, die gewisse Abweichungen sowohl von den Dottersackgefäßen der Sauropsiden, als von denen vieler viviparer Säuger aufweist. Das Blut tritt aus dem Embryo in einer größeren Zahl von Stämmen in den Gefäßhof ein, welche zumeist seitlich abgehen: nur zwei Stämmchen laufen direkt nach hinten und gehen, gerade ziehend, über den unteren Pol des Dottersackes nach dessen vorderer Fläche. Das Blut aus den Arterien kommt in 2 Venen, welche auf der unteren Seitenfläche des Dottersackes nach vorn verlaufen und dann auf der Vorderfläche in die Höhe kommen, um neben und später unter dem Kopfe entlang an das hintere Ende des Herzens zu gelangen.

Der Dottersack, welcher während der Entwickelung beträchtlich an Größe zunimmt, erinnert in dem Verhalten seiner Entodermlage durchaus an den Dottersack der Sauropsiden; seine großen Entodermzellen nehmen, wie bei diesen, Dotterelemente auf und zerlegen dieselben.

Dottersack und Allantois trocknen nach dem Auskriechen des Embryos ein und werden abgestoßen.

Das wäre in den Hauptzügen, was SEMON über die Embryonalhüllen von Echidna berichtet. Den Entwickelungsgang im einzelnen hat er nicht beobachtet.

B. Vivipare Säuger.

Wie aus unserer kurzen Uebersicht erhellt, findet man bei Echidna eine Anordnung, welche im ganzen durchaus mit den für die Sauropsiden bekannten Verhältnissen übereinstimmt.

Vergleicht man hiermit die entsprechenden Entwickelungserscheinungen, wie wir sie bei den viviparen Säugern beobachten, so kann man auch für diese im allgemeinen die gleichen Grundzüge wiederfinden, allerdings mit beträchtlichen Variationen im einzelnen auch dann, wenn man zunächst von den mit den innigeren Beziehungen des Fötus zur Uteruswand zusammenhängenden Umwandlungen der serösen Hülle absieht, die wir jetzt als amniogenes Chorion bezeichnen.

Wir finden solche Veränderungen in den Hüllen sowohl als in den Anhangsgebilden.

Für das Amnion wäre zu verzeichnen, daß die Wege, auf denen es entsteht, wechseln, die Falten, welche zumeist seine Anlage einleiten, verhalten sich in ihrem Auftreten an Kopf- und Schwanzende zeitlich sehr verschieden, bei einer Reihe von Tieren entsteht es überhaupt ohne Faltenbildung durch Aushöhlung eines Zellklumpens, was wieder im einzelnen in unterschiedlicher Weise geschehen kann. Sodann kommen sehr wesentliche Schwankungen in der Ausdehnung des Proamnions vor, welches wir hier und da (z. B. bei Cavia cobaya, auch bei Wiederkäuern) vollkommen vermissen, im übrigen alle graduellen Unterschiede aufweisen sehen bis zu einer Entwickelung, in der es zeitweilig fast den ganzen Embryonalkörper umhüllt (Didelphys virginiana).

Die Nabelblase zeigt Variationen in ihrer Größe; sie bleibt bei einzelnen Formen ganz außerordentlich klein, während sie bei anderen zu beträchtlicher Ausdehnung heranwächst. Verschiedenheiten sehr wesentlicher Art kommen vor in der Anordnung der Gefäße auf ihrer Oberfläche; ferner in ihren Beziehungen zur Uteruswand, die in einzelnen Fällen sehr innige werden.

Bei der Allantois finden wir Unterschiede insofern, als sie ebenfalls in ihren Größenverhältnissen schwankt, klein bleiben oder das ganze Chorion von innen auskleiden kann; entweder sehr bald nach der ersten Anlage bereits Blasenform besitzt oder einen besonderen Hohlraum lange vermissen läßt; schließlich aber auch als frei in das Exocölom hineinragender Körper ganz fehlen kann.

Die allergrößten Variationen im Aufbau zeigt das amniogene Chorion, insofern in der Entwickelung seiner Ektodermschicht graduell, formell und histologisch die weitgehendsten Differenzen vorhanden sind, welche ihrerseits wieder für den Aufbau der Placenta von entscheidender Bedeutung erscheinen. Wir werden diese genauer denn auch zweckmäßig im Zusammenhang mit den Placenten selbst behandeln.

Die fötalen Hüllen und Anhänge der viviparen Säuger wollen wir, wie oben kurz erwähnt, derart besprechen, daß wir Bau und Entwickelung von Amnion, Allantois, Nabelblase und Chorion je in einen Abschnitt zusammenfassen.

Die Embryonalhüllen des Menschen erfahren eine gesonderte Darstellung.

Amnion.

Das fertige Amnion der viviparen Säuger stellt eine aus Ektoderm und parietalem Mesoderm gebildete feine Membran dar, welche, den Liquor amnii einschließend, je nach der Quantität dieses, dem Embryo mehr oder minder dicht anliegt.

Das typische Bild eines Säugetierembryos im geschlossenen Amnion bei mittlerer Entwickelungszeit zeigt z. B. Fig. 177 vom Frettchen; Fig. 125 dasselbe von Tragulus javanicus.

In der Entwickelung des Amnions beobachten wir nicht unwesentliche Unterschiede; in wohl der Mehrzahl der Fälle folgt es dem Modus der Sauropsiden. So sehen wir es bei einzelnen der bisher untersuchten Raubtiere, wie bei Hund und Katze, ferner von den Nagern beim Kaninchen, bei vielen Insectivoren und bei den Wiederkäuern.

Bei diesen Tieren legt sich das Amnion an in Gestalt von Falten, welche sich vor und hinter dem Embryo, sowie an seinen Seiten erheben, über dem Rücken desselben sich aneinander legen und sich zu einer ursprünglich kleinen Blase über dem Rücken schließen.

Die Falten bestehen im caudalen Amnionteil aus Ektoderm und parietalem Mesoderm; das letztere kann verschieden stark sein, erreicht z. B. beim Kaninchen neben dem hinteren Abschnitt des Embryonalkörpers eine ziemliche Mächtigkeit (Fig. 123).

Die letzte noch offene Stelle des Amnions, der Amnionnabel, liegt bei Säugern vielfach mehr gegen das vordere Embryonalende verschoben, während er bei Sauropsiden weiter nach hinten gelegen ist. Mit der Loslösung des oberen Blattes der Amnionfalte von dem unteren kommt es zur Trennung des amniogenen Chorion vom Amnion. Die letzte Verbindungsstelle der beiden kann als Amnionnabelstrang bei einigen Säugern längere Zeit erhalten bleiben.

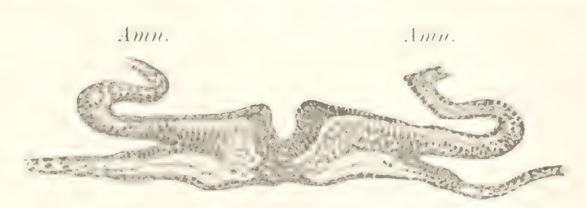


Fig. 123. Querschnitt eines Kaninchenembryos vom 8. Tage der Tragzeit. *Amn.* seitliche Amnionfalten.

Die vorderen und die hinteren Amnionfalten sind bei Carnivoren, beim Kaninchen, auch bei einzelnen Insectivoren insofern verschieden gebaut, als nur die hintere Falte und die an diese anschließenden Seitenteile aus Ektoderm und parietalem Mesoderm bestehen, also von vornherein die bleibenden Verhältnisse zeigen.

Die vordere Falte dagegen senkt sich anfänglich nur in Ektoderm und Entoderm ein; sie wird erst später mesodermhaltig und bildet zunächst das von Van Beneden so genannte Proamnion.

Daß die vordere Amnionfalte unter besonderen Bedingungen entsteht, war schon den älteren Autoren bekannt, und Bischoff z. B. bildet das Proamnion gelegentlich vollkommen richtig ab. Das Wesen der Erscheinung wurde zuerst von Van Beneden und kurz nach ihm und unabhängig von ihm durch mich, Kölliker und ein wenig später durch C. K. Hoffmann festgestellt.

Die eigentümlichen Beziehungen des vorderen Kopfendes zu der Nabelblase, das Einsinken in dieselbe ist in der That so auffällig, daß dies auch den älteren Autoren nicht entgehen konnte. Unsere Figuren zeigen dasselbe vom Embryo des Hundes (Fig. 171), des Igels (Fig. 128) und, nach Van Beneden, vom Kaninchen (Fig. 136).

Die Entwickelung des Proamnions der Säuger weicht insofern etwas von derjenigen bei den Sauropsiden ab, als bei letzteren das Proamnion seine Entwickelung bereits beginnt, ehe vor dem Kopfe des Embryos der Gefäßhof sich geschlossen hat, also wenn überhaupt vor dem Kopfende des Embryo noch kein Mesoderm gelegen ist; bei manchen viviparen Säugern ist dies anders, jedenfalls bei dem von mir und Carius speciell auf diesen Punkt untersuchten Embryo des Kaninchens. Hier ist bereits vor Anlage des Proamnions vor dem Kopfende des Embryos eine geschlossene Mesodermplatte vorhanden.

In dieser muß eine Kontinuitätstrennung eintreten, wenn das Proamnion sich einsenken soll.

In der Ausbildung des Proamnions kommen, wie erwähnt, bei Säugern alle möglichen Stufen der Ausbildung vor, von vollkommenem Fehlen, wie wir es bei Wiederkäuern, ferner im Zusammenhange allerdings mit anderen Bildungseigentümlichkeiten z. B. bei den gleich weiter zu besprechenden Nagern mit sogenannter Inversion der Keimblätter, bei Pteropus, einzelnen Chiropteren und bei den Primaten finden, durch mittlere Stadien hindurch, wie sie eben für Raubtiere (Hund etc.), Insectivoren (Talpa) und einzelne Nager geschildert, bis zu einem ganz excessiven Grade der Entwickelung, wie wir ihn durch die Untersuchungen von Selenka bei Didelphys virginiana kennen gelernt haben. Der Embryo des Opossums (Fig. 124) zeigt zeitweilig ein Proamnion, welches sich über den ganzen Embryonalkörper bis nahezu zum Schwanzende des Embryo erstreckt, so daß fast der ganze Körper, nur von Ektoderm und Entoderm bedeckt, in den Dottersack hineinschaut. Es scheint dies aber eine Eigentümlichkeit nur einzelner Marsupialier zu sein, da Semon bei den von ihm untersuchten Formen eine ungewöhnliche Entwickelung des Proamnions nicht fand, auch Hill eine solche nicht erwähnt.

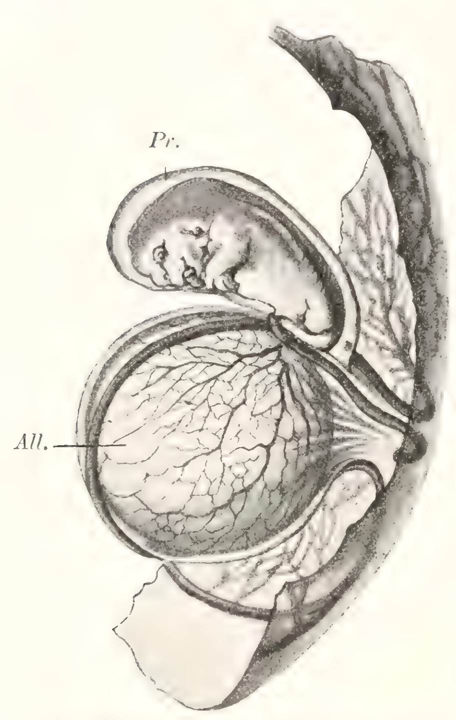


Fig. 124. Foetus von Didelphys virginiana. Das Proamnion *Pr.* umhüllt fast den ganzen Embryonalkörper. Nach Selenka. *All.* Allantois.

Das Proamnion vergeht, indem von den seitlichen Amnionfalten aus, welche ebenso wie die hintere stets aus Ektoderm und parietalem Mesoderm bestehen, sich das mittlere Keimblatt mitsamt dem Cölom nach vorn zwischen die beiden primären Blätter des Proamnions einschiebt.

Eine gefäßfreie, aber mesodermhaltige Stelle, die Semon in der Wand des Dottersackes bei Phascolarctus cinereus findet, hält er für einen letzten Rest des Proamnions.

Wie in der Entwickelung des Proamnions, so kommen auch in derjenigen des Amnions selbst bei den Säugern eine Reihe von Variationen vor; dieselben sind im ganzen hier viel beträchtlicher als bei den Sauropsiden, bei welchen die Amnionbildung im allgemeinen gleichmäßiger abläuft.

In erster Linie wären Verschiebungen im zeitlichen Auftreten der einzelnen Falten zu nennen. Bei Talpa tritt die hintere Amnion-

falte zuerst und zwar sehr frühzeitig – vor Anlage von Urwirbeln — auf, was hervorgehoben zu werden verdient, weil sich in der Litteratur Angaben dahin finden, daß die vordere Amnionfalte durchgängig früher als die hintere sich anlege. Auch bei Tarsius spectrum erreicht die Bildung der hinteren Amnionfalte eine besondere Ausdehnung, und der Amnionnabelstrang liegt über dem Vorderende des Embryonalkörpers.

Die Amnionbildung geht also hier über dem hinteren Ende des Körpers geschwinder als über dem vorderen.

Eine sehr rasche Loslösung des Amnions vom Chorion beschreibt Selenka für Tragulus javanicus; hier liegt bei ganz jungen Fruchtblasen vor Entwickelung einer größeren Allantois zeitweilig der Embryo mit dem Amnion fast frei in dem Chorion, nur durch ein paar Fäden, welche von der sehr eigentümlich gestalteten Nabelblase ausgehen, mit diesem in Zusammenhang stehend (Fig. 125).

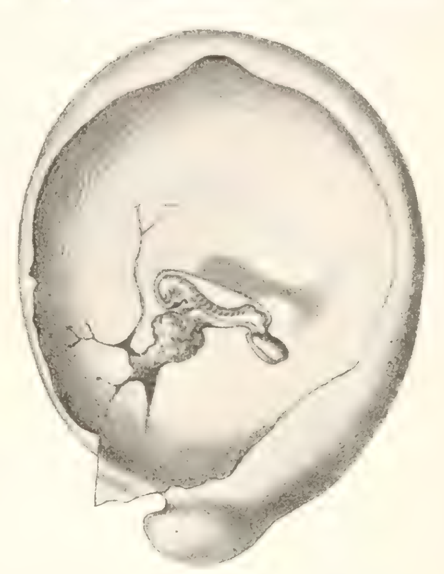


Fig. 125. Fruchtblase von Tragulus javanicus, nach Selenka. Fenster im Chorion, in dessen Innerem der Embryo umschlossen vom Amnion; derselbe hängt nur durch Fäden der Wand der verzweigten Nabelblase an der Innenfläche des Chorions fest.

Ganz ohne Bildung von Amnionfalten und ungemein früh durch Dehiscenz innerhalb eines Klumpens von Ektodermzellen entsteht das Amnion bei Cavia, das des Igels nach Hubrecht und das von Pteropus edulis nach Selenka, ebenfalls ohne Falten dasjenige von Chiropteren nach den Beobachtungen von Van Beneden.

Bei Vespertilio murinus ist die Außenwand sehr junger Keimblasen zeitweilig von einer Lage teilweise syncytialen Ektoderms gebildet, an das sich an dem proximalen Pole ein kleiner Ektodermklumpen anlegt (Fig. 126a). In diesem treten kleine Lücken auf (Fig. 126b), und schließlich breitet er sich unter dem Syncytium aus, mit diesem eine kleine Höhle bildend. Dieser Raum ist die erste Amnionhöhle. Desgleichen verläuft ohne Faltenbildung die Anlage des Amnions bei einzelnen der Nager mit invertierten Blättern.

Es ist bekannt, daß Bischoff zuerst auf die eigenartigen Bilder hingewiesen hat, welche man bekommt, wenn man Uteri gravidi vom Meerschwein etwa vom Ende der 2. Woche der Trächtigkeit an eröffnet. Der Keim erscheint in Gestalt einer kleinen Blase, die mit dem der Embryonalanlage gegenüberliegenden Pole an der mesometralen Seite des Uterus festgeheftet ist. Der Embryo selbst dreht alsdann dem Beschauer seine Entodermseite zu. Bischoff konnte seiner Zeit keine Erklärung der eigentümlichen Erscheinung geben, ebensowenig Reichert, der nach ihm das gleiche Objekt untersuchte. Später wurde dann festgestellt, daß ähnliche Vorgänge auch noch bei anderen Nagern beobachtet

werden, ohne daß die Autoren in der Beurteilung der Entwickelungserscheinungen glücklicher waren. Anfangs der 80er Jahre kamen gleichzeitig und unabhängig voneinander Mitteilungen von KUPFFER und SELENKA, welche geeignet schienen, eine Erklärung zu schaffen. FLEISCHMANN und DUVAL haben später die Beobachtungen der beiden Autoren durch neue Untersuchungen vervollständigt. KUPFFER und SELENKA fanden bei Meerschwein und Ratte (SELENKA) und der weißen Varietät der Hausmaus (KUPFFER), daß, wenn das sehr kleine Ei dieser Tiere in den Uterus eintritt — wie SELENKA neuerdings annimmt, vielleicht im Zusammenhang mit einem sehr frühzeitigen Festsetzen der Keimblase im Uterus — sich der embryonale Abschnitt der Keimblase in das Innere der Blase einstülpt bis fast an den Gegenpol derselben, und daß die

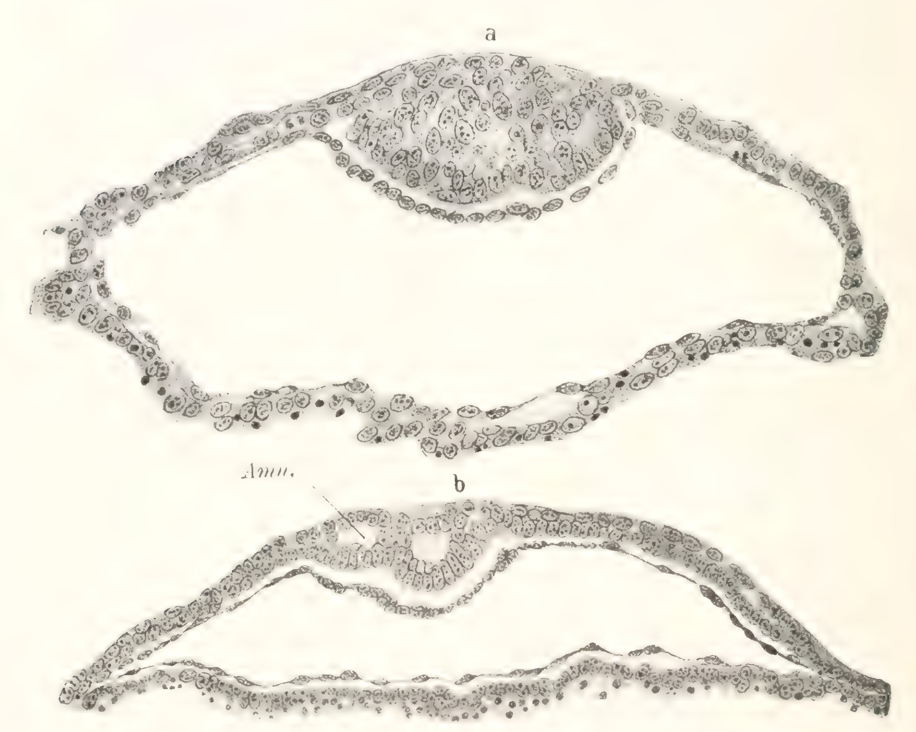


Fig. 126. Fruchtblase von Vespertilio murinus, nach VAN BENEDEN. a Schnitt mit Furchungszellenrest. b Schnitt mit in Bildung begriffener Amnionhöhle. *Amn.* Amnion.

Keimblase dann an der Einstülpungsstelle sich fest mit der Uteruswand verbindet und zwar an dessen mesometraler Seite. Eröffnet man nun, wie es die älteren Autoren gemacht haben, an der antimesometralen, so zerreißt man die dünne Außenwand der Fruchtblase, welche der Innenwand des Uterus fest anliegt, und kommt sofort in das Innere der Keimblase hinein, in welches der Embryo von oben her vorgestülpt ist. Letzterer muß dann natürlich mit seiner Entodermseite dem Beschauer zugekehrt sein. Ein geringer Grad einer zeitweiligen Inversion kommt auch bei einigen anderen Säugern in frühen Stadien vor. Hand in Hand mit genannten Eigentümlichkeiten gehen solche in der Formbildung des Embryonalkörpers selbst und in der Anlage des Amnions.

Bei Maus und Ratte bildet sich der Teil der Keimblase, welcher später die Area embryonalis entwickelt, zu einem kleinen hohlen Zapfen um, dessen Innenseite von dem Ektoderm geliefert wird. Von diesem und dem anliegenden Mesoderm erheben sich kurze Vorsprünge, welche sich sehr rasch miteinander vereinigen und einen Abschluß der Amnionhöhle herstellen. Hier kommt es also noch zur Bildung von Falten.

Bei Cavia geschieht das aber nicht. Da stellt das Ektoderm der Keimblase zeitweilig nur eine kleine Kugel dar, welche in einen entodermalen Sack eingelagert ist. In dieser Kugel bildet sich dann durch Dehiscenz der Zellen ein Hohlraum, dessen eine, dickere Wand zur Medullarplatte des Embryos wird, während die andere dünnere die Ektodermanlage des Amnions liefert. Also auch hier Entstehung des Amnions ohne Faltenbildung, die Bildung des Hohlraumes durch Dehiscenz. Der Raum der Amnionhöhle muß natürlich vor Schluß des Medullarrohres auch die Medullarrinne enthalten, er ist von Lieberkühn als Markamnionhöhle bezeichnet.

Bei den Primaten — wenn man von Tarsius spectrum absieht, den Hubrecht neuerdings zu den Primaten gestellt wissen will — kennt man den Entwickelungsgang des Amnion bislang nicht. Auch die sehr jungen Fruchtblasen von Affen, welche Selenka soeben beschrieben hat, zeigen zu einer Zeit, in welcher der Embryo noch keine Urwirbel besitzt, bereits ein kleines geschlossenes, aus Ektoderm und parietalem Mesoderm bestehendes Amnion. Selenka ist geneigt, anzunehmen, daß es sich auch hier um einen der Inversion der Blätter bei den Nagern entsprechenden Vorgang — als Entypie des Keimfeldes bezeichnet er ihn — handeln werde.

Die Erscheinung, daß bei den Embryonen der Sauropsiden und Säuger die Embryonen von besonderen fötalen Hüllen umgeben sind, welche den niederen Wirbeltieren fehlen, hat eine ganze Anzahl von Autoren zu Betrachtungen über die Kausalmomente Veranlassung gegeben, welche der Entwickelung der Embryonalanhänge zu Grunde liegen.

Wir können im allgemeinen für die Besprechung dieser Verhältnisse auf den Aufsatz von Schauinsland verweisen und würden an dieser Stelle nur auf die Ausführungen von Hubrecht und Van Beneden zurückkommen, die in ihren Darstellungen speziell von der Entwickelung des Amnion bei Säugern ausgehen.

Die meisten der früheren Autoren legen ihren Spekulationen über die Entstehung der Embryonalhüllen mechanische (zum Teil sicher unrichtige) Vorstellungen zu Grunde. Außerdem führen sie die Entwickelung der Hüllen bei den Säugern auf die entsprechenden Gebilde der Sauropsiden zurück.

Hubrecht nimmt nun in seinen Anschauungen über die Phylogenese des Amnion neuerdings einen von allen früheren Autoren abweichenden Standpunkt ein; derselbe gründet sich in Auffassungen über die Phylogenese der Säuger im allgemeinen, welche mit den landläufigen nicht übereinstimmen.

Hubrecht nimmt an, daß die Säuger den Amphibien näher stehen als den Sauropsiden und daß die Protamnioten vivipare Amphibien gewesen seien. Er leitet demnach auch das Amnion, wie wir es bei den

Säugern finden, nicht von dem der Sauropsiden ab, sondern von einer Deckschicht des Amphibienektodermes. Diese Deckschicht ist der Außenlage der Säugerkeimblase homolog, die Hubrecht als Trophoblast (s. u.) bezeichnet. Für ihn sind primitivere Formen in der Amnionbildung sonach diejenigen, welche das Amnion ohne Falten anlegen. Als Typus gilt ihm dabei Erinaceus; bei diesem entsteht nach seiner Auffassung das Amnion so, daß sich in einer ursprünglich soliden Zellmasse ein Hohlraum anlegt, dessen Unterwand zum Ektoderm der Medullarplatte wird, während aus dem Innenteil der Oberwand unter Spaltung dieser das Amnion hervorgeht; der Hohlraum selbst wird zur Markamnionhöhle.

In ähnlicher Weise entsteht das Amnion von Pteropus und Cavia.

Bei den Muriden stellt die Embryonalanlage zeitweilig vor Bildung des Amnion einen kleinen, stark über den Rücken des späteren Embryo gebogenen Sack dar, der vom Trophoblast gedeckt wird, und innerhalb dieses bilden sich dann die ersten kleinen Amnionfalten.

Auch bei Talpa und Tupaja kommt es noch zu einer vorübergehenden kurzen Aufbiegung des Ektoderms in ganz früher Entwickelungszeit, die rasch vergeht und oberhalb welcher der Trophoblast zu Grunde geht. Dann werden später in bekannter Weise die Amnionfalten gebildet.

Dasselbe, nur noch rascher, geht bei Lepus und Sorex vor sich; die Amnionbildung mit Falten die hier, wie bei den Sauropsiden abläuft, wird als sekundär bezeichnet (dasselbe geschieht dann entsprechend auch für die Sauropsiden).

Die Ausgangsform für das Amnion ist für Hubrecht die der geschlossenen Blase; ihrer Entstehung nach ist diese ein Abspaltungsprodukt des Ektoderms.

In mancher Beziehung ähnlich der Hubrecht'schen, in anderer abweichend, ist die Auffassung, zu welcher Van Beneden jetzt in seiner Beurteilung der Phylogenie des Säugeramnion kommt.

Van Beneden lehnt die Vorstellung Hubrecht's über die Herkunft der Säuger von amphibien-ähnlichen Vorfahren ab. Er geht aber ebenfalls in seinen Betrachtungen aus von Beobachtungen, die er über Entstehung des Amnion ohne Faltenbildung bei Fledermäusen gemacht hat. Er fand, daß auch bei diesen das Amnion durch Höhlenbildung in einer soliden Zellenmasse, einem bouton embryonnaire, in sehr früher Entwickelungszeit sich anlegt, das Dach dieser Höhle wird später von einer besonderen, den Embryonalknopf umhüllenden Haut dargestellt; das Auftreten eines solchen Hohlraumes und einer Umhüllungshaut will Van Beneden dann für eine Reihe von anderen Säugern feststellen, nimmt aber an, daß die Beziehungen der Haut und der Höhle zur Bildung des Amnion wechseln.

Beim Menschen, bei Affen, bei Pteropus und bei Cavia wird der Hohlraum zur definitiven Amnionhöhle und sein Dach ohne Umhüllungshaut zur Ektodermbegrenzung dieser. Bei anderen Nagern mit invertierten Blättern bildet sich eine Einbuchtung der Umhüllungshaut, welche mit der Markamnionhöhe in Zusammenhang tritt. Bei Fledermäusen und beim Igel wird der Hohlraum zur Amnionhöhle, aber, wie eben erwähnt, sein Dach von der Umhüllungshaut ohne Einstülpung gebildet. Bei Maulwurf, Schwein und Hund setzt der Entwickelungsgang zunächst wie bei den Fledermäusen ein, aber die angelegte Höhle wird rückgebildet, die gekrümmte Embryonalanlage geradegestreckt, und das Amnion legt sich später durch Faltung an.

Bei Kaninchen und Spitzmaus ist die Umhüllungshaut durch die Rauber'sche Deckschicht repräsentiert, die rasch schwindet, ohne daß ein primitiver Hohlraum entstände. Auch hier bildet sich das Amnion durch Faltung.

Van Beneden ist somit wie Hubrecht geneigt, die Amnionbildung durch Faltung als das Ende einer cenogenetischen Reihe zu betrachten, die Vorstellungen Hubrecht's über die Herkunft der Säuger lehnt er ab.

Minot sagt gelegentlich einmal, daß über die phylogenetische Entwickelung des Amnion nichts bekannt sei; ich glaube, daß bei allem Interesse, welches man den Hubrecht'schen Ausführungen und denen von Van Beneden entgegenbringt, sich doch gegen Minot's Standpunkt wenig einwenden läßt.

Allantois.

Bau und Entwickelung der Allantois stimmt bei vielen Säugern durchaus mit den entsprechenden Verhältnissen der Sauropsiden überein, mehr mit denen der Vögel als mit denen der Reptilien.

Wir finden die erste Anlage der Allantois vielfach in Gestalt eines kleinen mesodermalen Höckers, der sich hinter dem eigentlichen Embryonalkörper in engem Zusammenhang mit der hinteren Amnionfalte anlegt. Diese kann dann an medialen Längsschnitten durch das Hinterende solcher Embryonen (Fig. 127) wie ein kleiner Zapfen in das Exocölom vorspringen.

All.

Fig. 127. Kaninchenembryo vom 8. Tage der Gravidität. Längsschnitt durch das hintere Körperende mit Anlage der Allantois *All.*

Der Allantoishöcker, der bei einzelnen Säugern (Schaf, Schwein) anfänglich nur sehr gering entwickelt ist, dreht sich mit und unter Bildung des Schwanzdarmes dann auf die ventrale Seite des Embryo und bekommt dabei ein mehr oder minder ausgiebiges Divertikel des Entoderms.

Dadurch wird er zur Allantoisblase umgewandelt; diese liegt zuerst noch ventral und kann zunächst auf dem Querschnitt wie ein kleiner Anhang des Darmes erscheinen; so zeigt es der Embryo in unserer Placentarfigur von Vespertilio murinus (Fig. 193).

Dann aber dreht sich der Embryo auf seine linke Seite und die Allantois kommt nun an die rechte Seite desselben und dann bei weiterem Wachstum an die Innenwand des Chorion zu liegen.

Diesen Entwickelungszustand weist ein Embryo des Igels auf, den ich in situ im Querschnitt durch den Uterus gravidus in Fig. 128 abbilde. Die Allantois, im Exocölom gelegen, ist hier eben im Begriff, sich mit dem Chorion zu vereinigen. (Der Embryo besitzt außerdem noch ein ziemlich ausgedehntes Proamnion.) Fig. 137 zeigt die Allantois an der Fruchtblase der Füchsin in der Dorsalansicht.

Wenn sich die Allantois an die Innenseite des Chorion angelagert hat, so ist damit die Verbindung des Embryo mit der Oberfläche der Fruchtblase, welche durch und mit der Amnionbildung zunächst verloren geht, wiederhergestellt.

Der weitere Fortgang in der Entwickelung der Allantois kann verschieden sein. Namentlich in der Größe derselben kommen wesentliche Unterschiede vor.

Außerordentlich klein bleibt sie bei einzelnen Beutlern. Wie SELENKA für Didelphys virginiana gefunden und SEMON z. B. für Aepyprymnus rufescens bestätigt hat, erreicht sie bei diesen Marsupialiern die Innenfläche des Chorion überhaupt nicht, sondern bleibt in der Tiefe liegen, entwickelt auch nur ein rudimentäres Gefäßsystem. Bei Dasyurus viverrinus ist sie nach HILL von vornherein klein und wurstförmig, und ihre Gefäße degenerieren schließlich vollkommen.

Ebenfalls außerordentlich klein ist die Allantois nach CALDWELL und SEMON bei Phascolarctus cinereus, ebenso bei Halmaturus. Immerhin lagert sie sich bei diesen noch an ein kleines Feld der Innenseite des Chorion an und entwickelt ein kleines, aber so ausgesprochenes Gefäßsystem, daß man annehmen muß, sie funktioniere hier als Respirationsorgan. Bei allen den anderen Säugern, bei welchen sie die Bildung der Placenta einleiten hilft, der sie die Umbilicalgefäße zuführt, hält sie in ihrer Ausdehnung mindestens mit dieser gleichen Schritt. Dabei kann sie bei kleinen Placenten ebenfalls sehr klein bleiben.



Fig. 128. Uterus gravidus. Igel. Querschnitt. Allantoisblase am hinteren Embryonalende im Begriff, sich an die Innenwand des Chorion und durch dessen Vermittelung an den Uterus anzulegen.

So hat es FLEISCHMANN für die Allantois des Eichhörnchens beschrieben, und ich kann dies bestätigen; auch beim Kaninchen erreicht die Allantois keine besondere Ausdehnung; sie ist hier (vergl. Fig. 190) auf den Placentarbezirk beschränkt.

Bei Talpa europaea fällt in mittlerer Entwickelungszeit die Ausdehnung der Allantois mit derjenigen der Placenta ziemlich zusammen, wie Fig. 129 dies an einem Querschnitt des Uterus gravidus zeigt. In der zweiten Hälfte der Tragzeit überschreitet aber der Rand der Allantois den der Placenta.

In der Allantoiswand verlaufen die Umbilicalgefäße; sie werden durch diese der Innenfläche des Chorion zugeführt.

Die Gefäße liegen ursprünglich direkt in der Wand. Bei vielen Säugern (vergl. die Figg. 129, 190 von Maulwurf und Kaninchen) beobachtet man aber, daß in einigermaßen vorgeschrittenem Entwickelungszustand die Umbilicalgefäße sich in dem Rande von Falten gegen das Innere der Blase vorbuchten und in ihren stärkeren Stämmen auf diesen Allantoissepten direkt von der unteren gegen die obere Wand hintreten, ähnlich wie ich das früher für Eidechsenembryonen nachgewiesen habe.

Bei einer ganzen Reihe von Säugern überschreitet aber die Allantois nicht nur den Placentarbezirk bald, sondern tapeziert schließlich den ganzen Binnenraum des Chorion aus.

So ist es der Fall bei den Raubtieren. Eröffnet man z. B. beim Hund in mittlerer Tragzeit den Uterus und den Chorionsack, so kommt man alsbald in einen großen Hohlraum, welcher nichts anderes als der Binnenraum der Allantois ist. Bei dem in Fig. 165 abgebildeten Präparat war nach geeigneter Vorbehandlung ein Stück von Uteruswand und Chorion durch einen Flächenschnitt weggenommen. Der Embryo liegt, vom Amnion umhüllt, vor; der große Hohlraum, der ihn umgiebt, ist der Binnenraum der Allantois. Auch der Querschnitt durch einen sehr viel jüngeren Uterus gravidus der Hündin (Fig. 130) zeigt schon eine beträchtliche Ausdehnung der Allantoisblase.

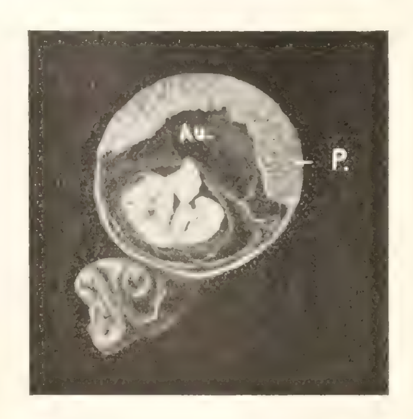


Fig. 129. Uterus gravidus. Maulwurf. Querschnitt aus mittlerer Graviditätszeit. Die blasenförmige Allantois, *All.*, bedeckt die Innenfläche der Placenta *P.*

Ebenfalls sehr groß ist die Allantois bei Lemuriden, wo sie, wie Milne Edwards und Grandidier beobachteten, in eigentümliche Zipfel auseinandergeht.

Halbmondförmig findet man sie anfänglich bei Wiederkäuern (Schaf, Reh), ebenso beim Schwein; hier erreicht sie, wie der ganze Chorionsack, später eine bedeutende Länge. Sehr groß wird sie auch bei Einhufern; bei Pferd und Esel kommen die bekannten Konkremente, Hippomanes, als große Stücke in der Allantoisflüssigkeit vor (Bonnet).

Auch in der Entwickelung der Allantois zeigen einzelne Nager Besonderheiten. Bei Cavia cobaya ist das frühe Auftreten der Allantois bemerkenswert.

An Flächenbildern von Embryonen, welche eben einen Embryonalschild mit Medullarrinne aufweisen, aber noch keine Urwirbel besitzen oder in der ersten Anlage dieser begriffen sind, findet man am hinteren Körperende einen kleinen Zapfen, der frei



Fig. 130. Uterus gravidus. Hündin. Querschnitt. Amnion, Allantois *A*, Nabelblase *N*.

in den großen Hohlraum des Exocöloms hineinragt (Fig. 131). Dieser Zapfen besteht, wie die Untersuchung der Schnitte lehrt, aus einem ganz lockeren Bindegewebe (Fig. 132) mit großen sternförmigen Zellen. Er stellt die erste Anlage der Allantois dar, in die ein mit Ektoderm ausgekleideter Hohlraum von der Unterfläche des Embryonalkörpers, wie wir ihn sonst finden, jetzt nicht hineinführt. Es ist also nur ein Allantoiszapfen, aber keine Allantoisblase vorhanden. Erst später bildet sich, wie KEIBEL nachgewiesen hat, wenigstens ein bis zum Nabel reichender Allantoisgang.



Fig. 131. Area embryonalis von Cavia cobaya noch ohne Urwirbel. Am hinteren Ende des Embryo die zapfenförmige Allantois.

Wie bekannt, legt sich nun aus dem in der Bauchwand gelegenen Teil des hohlen Stieles der Allantoisblase, wo ein solcher sich entwickelt, die Harnblase an. Wo er fehlt, muß natürlich auch die Blase einen anderen Entwickelungsgang einschlagen. Wie LIEBERKÜHN gezeigt und KEIBEL bestätigt hat, bildet sie sich, indem aus der ventralen Wand der Kloake sich eine durch die Form ihrer Epithelzellen bald als etwas Besonderes charakterisierte Ausbuchtung gegen die vordere Bauchwand hin vorschiebt.

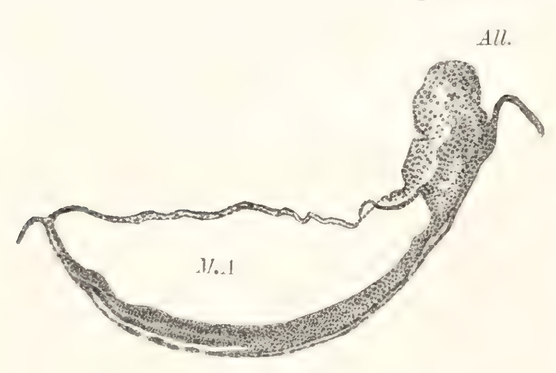


Fig. 132. Medianschnitt durch eine Area embryonalis von Cavia cobaya, etwa in der Entwickelung derjenigen der Fig. 134 entsprechend. *All.* Allantois. *M.A* Markamnionhöhle.

NAGEL polemisiert gelegentlich gegen die Darstellung von KEIBEL. Doch scheint mir ein Teil der Differenzen mit einer Terminologiefrage sich zu erledigen. NAGEL nennt Allantoisgang, was LIEBERKÜHN und KEIBEL schon als Harnblase bezeichnet haben. Der NAGEL'sche Allantoisgang legt sich nun aber in der That bei den Embryonen des Menschen und des Meerschweines, d. h. bei solchen Embryonen, die keine hohle Allantois bilden, anders an als bei denjenigen, die von vornherein eine blasenförmige Allantois besitzen; und damit sind indirekt auch Verschiedenheiten in der Anlage der Harnblase gegeben.

Der Allantoiszapfen selbst wächst bei Cavia sehr rasch und erreicht bald die dem Embryonalkörper gegenüberliegende Wand der Embryonalhüllen und durch deren Vermittlung die Uteruswand.

Er durchsetzt dabei die über dem Amnion gelegene, bei Cavia sehr geräumige Höhle des Exocöloms und muß eine ziemliche Länge erreichen, ehe er die dorsale Wand der letzteren und damit die Stelle der späteren Placenta erreicht. Eröffnet man solchen Uterus durch einen Querschnitt, so sieht man den Embryo weitab von der späteren Placentarstelle liegen. Von seiner linken Seite — in Fig. 133 unten — geht ein kurzer Strang zur Nabelblase, die Vasa omphalo-meseraica führend, von der rechten ein langer Stab, der zur mesometral gelegenen Placentaranlage zieht und das Leitgebilde für die Umbilicalgefäße darstellt. Es ist der Stiel des Allantoiszapfens, der an der Placentarstelle sich zu einem Allantoisstempel verbreitert.

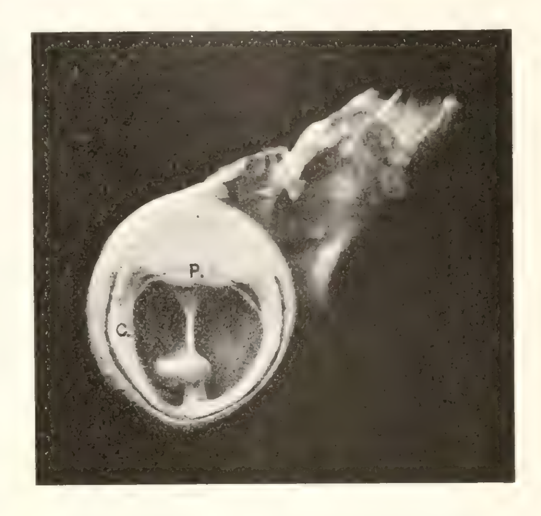


Fig. 133. Uterus gravidus von Cavia cobaya. Querschnitt. Anlagerung des Allantoishöckers an die Uteruswand. Der längere vom Embryo ausgehende Strang ist der Allantoisstiel, der kürzere enthält die Vasa omphalo-meseraica *C.* Decidua capsularis. *P* Placentaranlage. Der schmale Spalt außerhalb der Capsularis ist die Uterinhöhle.

Bei einzelnen Säugern kommt es überhaupt niemals zur vollkommenen Loslösung des Embryo und seines Amnion vom Chorion. Bei diesen fehlt dann auch die Entwickelung einer frei in das Exocölom vorsprossenden Allantois.

So ist es in den Fruchtblasen der Primaten, soweit wir sie jetzt kennen, und nach HUBRECHT bei Tarsius. Bei diesem entwickelt sich hinter der Area embryonalis und deren Längsrichtung entsprechend ein ziemlich starker Strang von Mesoderm; in diesem bleibt die Spaltung des mittleren Keimblattes

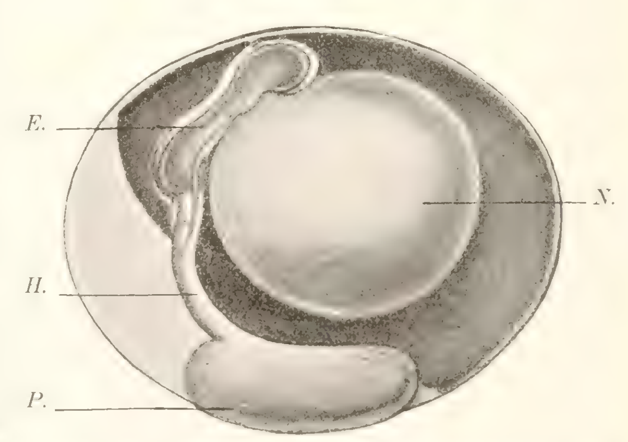


Fig. 134. Embryonalhüllen von Tarsius spectrum. Nach HUBRECHT. *E.* Embryo. *N.* Nabelblase. *P.* Placenta. *H.* Haftstiel.

zunächst aus (auf seiner Dorsalseite legt sich aber, wie oben beschrieben, das letzte Stück des Amnion an).

In diesem Mesodermstrang bilden sich Gefäße, die später mit den embryonalen in Zusammenhang treten, und durch deren Vermittelung wird dann der Weg hergestellt, auf welchem die Umbilicalgefäße ihre Verbindung mit der Innenfläche des Chorion gewinnen.

Indem mit Bildung des Amnion nun der untere Teil des Mesodermstranges sich loslöst, bekommt der Haftstiel eine gewisse Selbständigkeit; er kann eine ziemlich beträchtliche Länge erreichen (Fig. 134) und funktioniert weiterhin vollkommen wie der Stiel einer Allantoisblase, ohne als solcher entstanden zu sein.

In ähnlicher Weise wie bei Tarsius denkt sich Hubrecht den Bauchstiel in der Fruchtblase der übrigen Primaten entstanden. In der That sind die Abbildungen, welche Selenka von jungen Affenfruchtblasen giebt, denen von Tarsius so ähnlich, der Bauchstiel ist hier so früh voll entwickelt, daß man den gleichen Entwickelungsgang vorläufig auch hier annehmen darf.

Nabelblase.

Die Nabelblase der viviparen Säuger läßt bereits in ihrer ersten Entstehung einige Variationen erkennen.

Bei der Mehrzahl der untersuchten Formen bildet sie sich wohl so, daß nach Ablauf der Furchung das Entoderm an der Innenwand der ektodermalen Fruchtblase von der Area embryonalis aus als einschichtige, platte Zellenlage nach dem Gegenpol wächst, bis es den ganzen Binnenraum der Blase austapeziert.

Dann fängt das mittlere Keimblatt an, sich nach dem Gegenpol auszubreiten. In einzelnen Fällen, z. B. bei Raubtieren, erreicht es diesen, und mit seiner Spaltung wird dann die Nabelblase von dem Chorion auch am Gegenpol losgelöst.

In anderen breitet sich das Mesoderm nicht so weit in der Wand der Fruchtblase aus. Der Gegenpol dieser bleibt mesodermfrei und besteht nur aus Ektoderm und Entoderm. Die Nabelblase hat dann später eine proximale mesodermhaltige und eine distale mesodermfreie Wand. Dies findet sich bei einzelnen Nagern, z. B. Kaninchen, Eichhörnchen, auch bei Marsupialiern nach Caldwell, Semon und Hill. Semon vergleicht den nur aus Ektoderm und Entoderm bestehenden Abschnitt der Nabelblase dem Proamnion und nennt die betreffende Stelle Prokalymma. Bei allen diesen Tieren erreicht also mindestens das Entoderm der späteren Nabelblase den Gegenpol der ektodermalen Fruchtblase bezw. des Chorion, füllt somit in gewissem Sinne zeitweilig den Chorionsack aus.

Bei anderen Tieren ist das nicht der Fall.

Bei Tarsius z. B. füllt nach Hubrecht die Nabelblase niemals das ganze Chorion aus, sondern wird als kleines, an der unteren Seite der Area embryonalis sitzendes Bläschen angelegt und verharrt in diesem Zustand.

Hubrecht nimmt an, daß sich mit der Auffassung eines gleichen Entwickelungsganges auch die bisher bekannten Stadien der Primatennabelblasen sehr wohl vereinigen lassen. Und für den Igel beschreibt er die erste Anlage des Nabelblasenentodermes als einen

kleinen, der Area embryonalis anhängenden, ursprünglich soliden Zellklumpen, der sich dann aushöhlt und erst später in seinem Wachstum der ursprünglich viel größeren Ektodermblase nacheilt, um sich dann an deren Innenwand anzulegen.

Die sehr jungen Fruchtblasen der Affen, welche SELENKA soeben beschrieben hat, zeigen in Stadien noch ohne Urwirbel doch schon überall eine kleine geschlossene, aus Entoderm und visceralem Mesoderm bestehende Nabelblase. Dieselbe ist im Verhältnis zu dem schon relativ großen Chorionsack außerordentlich winzig; sie liegt wie ein kleines, sekundäres Bläschen an der Innenwand desselben. Wir dürfen auch hier annehmen, daß sie den Chorionsack niemals ganz austapezierte, sondern schon in erster Anlage kleiner ist als dieser.

Wenn die Nabelblase auch wohl bei allen viviparen Säugern nach ihrer Fertigstellung zunächst etwas wächst, erreicht sie doch bei den Primaten niemals eine besondere Größe. Ihr Gefäßsystem bleibt ziemlich unentwickelt, und sie spielt physiologisch nur eine untergeordnete Rolle. Allerdings ist vor kurzem (SAXER) darauf aufmerksam gemacht worden, daß sie, wenigstens in der ersten Zeit der Entwickelung, als hämatopoëtisches Organ funktioniere.

Bei einer zweiten Gruppe von Säugern wächst die Nabelblase zwar zunächst ausgiebig, bleibt aber doch bereits früh im Wachstum stehen. So berichtet BONNET von der Nabelblase des Pferdes, daß sie anfänglich allerdings eine ziemliche Ausdehnung und ein ausgebreitetes Gefäßnetz aufweist. Doch erfährt sie bald eine beträchtliche Rückbildung, so daß sie zu einem kleinen Strang umgewandelt wird, der in seinem distalen Ende im „Nabelblasenfeld", einem narbig umgewandelten Plättchen, dauernd seinen Zusammenhang mit dem Chorion bewahrt.

Bei einer dritten Reihe anderer Säuger wächst die Nabelblase sehr ausgiebig.

Hier sind in erster Linie die Raubtiere zu nennen.

Bei Hund und Frettchen, wo ich sie aus eigener Erfahrung so ziemlich über die ganze Entwickelungszeit hin verfolgen kann, besitzt sie schon zu der Zeit, in welcher die Allantois eben zu sprossen anfängt, eine bedeutende Größe. Sie hat ein ausgedehntes Gefäßnetz, welches sich über die ganze Oberfläche erstreckt und ist dem amniogenen Chorion dicht angelagert. Es ist das die Zeit, in welcher vom Chorion eben die ersten Zotten in der Oberfläche der Uterusschleimhaut sich einsenken. In diese schickt dann auch zeitweilig die Nabelblasenwand Fortsätze hinein, doch erreichen diese anscheinend keine besondere Größe, wenigstens nicht, soweit sie gefäßhaltig sind.

Sie hält allerdings in dieser Form bei genannten Tieren nicht lange vor, denn mit der Entwickelung der Allantois und deren weiterem Wachstum nimmt die Breite der Nabelblase rasch ab. Sie wird in den Seitenteilen des Chorionsackes nach und nach von der Innenwand dieses abgedrängt und durch die Allantois ersetzt (Fig. 167a). Damit hört aber keineswegs ihr Wachstum auf, sondern sie nimmt an Längenausdehnung weiterhin noch beträchtlich zu, so daß sie beim reifen oder der Reife nahen Foetus einen langen, abgeplatteten, gefäßreichen, gefalteten Sack darstellt.

Die Durchschnitte durch die graviden Uteri der Hündinnen, welche in Fig. 130 und Fig. 167 a wiedergegeben sind, lehren, wie der Querschnitt der Nabelblase allmählich unter und durch Ausbreitung der Allantois reduziert wird.

Die Nabelblase der Katze hat Saxer bei seinen eben erwähnten Untersuchungen über die Bildung der Blutkörperchen als wesentliches Objekt gedient. Er findet in der Wand derselben zwischen den Entodermzellen (ebenso wie in der Leber) besonders zahlreich Wanderzellen, die er als die Bildner von Blutkörperchen ansieht; es spielt neben anderen Brutstätten für Blutkörper nach seiner Auffassung die Wand der Nabelblase eine besonders hervorragende Rolle.

In ähnlicher Weise wie bei Raubtieren, als schmaler, aber sehr langer Sack, findet sich die Nabelblase bei den Artiodactylen. Die Fruchtblase dieser entwickelt sich bereits sehr früh zu einem sehr langen Sacke, und in dessen Innerem findet man neben der langen Allantois die ebenfalls lange, aber schmale Nabelblase.

Bei den Nagern besitzt die Nabelbase die Gestalt eines großen, runden, aber durch Vergrößerung des Exocöloms stark abgeplatteten Sackes.

Nun entwickelt bei den Nagern — ebenso wie bei manchen Insectivoren — wie bereits erwähnt, nur die obere Wand der Blase Mesoderm.

Die untere, nur aus Ektoderm und Entoderm bestehende Wand wird dann schon in der ersten Hälfte der Gravidität sehr dünn und schwindet in der zweiten ganz, so daß man alsdann, wenn man z. B. beim Kaninchen von der antimesometralen Seite her eröffnet, unmittelbar auf die ursprünglich obere Wand der Nabelblase und die in diese eingelagerten Gefäße gelangt.

Ganz dem Kaninchen entsprechend, nur mit den durch die Inversion bedingten Modifikationen, entwickelt sich die Nabelblase beim Meerschwein und bei den Muriden.

Wenn man bei Cavia den Uterus und in der ersten Zeit der Gravidität die Decidua capsularis, in welche die Fruchtblase eingelagert ist, eröffnet, so zerreißt man mit letzterer die dünne mesodermfreie äußere Wand der Nabelblase und kommt alsbald auf die proximale Hälfte dieser mit den Vasa omphalo-meseraica, für deren Entwickelung und Ausbreitung infolge der leichten Erreichbarkeit gerade Cavia ein sehr bequemes Objekt abgiebt.

Auch bei Talpa entwickelt nur die obere Wand der Nabelblase Mesoderm. Die distale entodermale vergeht aber nicht, ihr ektodermaler Ueberzug, dem das Entoderm dicht anliegt, vergrößert sich vielmehr in seinen Zellen sehr beträchtlich und tritt in engsten Verband mit dem gegenüberliegenden, ebenfalls vergrößerten Uterusepithel, so daß beide fast eine gemeinsame Schicht hoher Zellen bilden.

Viele Nager und Insectivoren lassen in späterer Zeit der Gravidität die Nabelblase mit ihrem Umschlagsrand von der distalen ganz auf die proximale Wand des Amnion rücken, so daß sie dieses zum Teil von der Oberfläche der Placenta trennt. Es kann der Rand der Nabelblase dann bis gegen den Nabelstrang auf die Placenta heraufreichen und sich hier in eigentümliche gekräuselte Falten legen. O. Nasse fand bei Sorex in diesen ein grünes Pigment, ich selbst sah bei Cricetus ein goldgelbes; die Herkunft dieser Farbstoffe ist noch

unerklärt, mit den in der Placenta bei vielen Tieren auftretenden, durch Blutextravasate bedingten Färbungen haben sie nichts zu thun.

Ihre relativ bedeutendste Ausdehnung besitzt die Nabelblase — oder der Dottersack — bei den bisher untersuchten Marsupialiern. Wie aus den in dieser Beziehung übereinstimmenden Untersuchungen von CALDWELL, SELENKA, SEMON und HILL hervorgeht, erreicht der Dottersack hier eine solche Ausdehnung, daß er den Embryo und das Amnion fast vollkommen, bis auf eine kleine Lücke, umgiebt. Auch hier bleibt ein Teil seiner Wand mesodermfrei.

Der Dottersack kann sich dabei so an die Uteruswand anlegen, daß sich Falten seiner Oberfläche in Vertiefungen dieser einfügen; doch braucht keine eigentliche Verwachsung stattzufinden.

Die Anordnung der Blutgefäße in der Nabelblasenwand ist sehr wechselnd. Die Abbildung, welche SELENKA von einem Embryo von Didelphys giebt (Fig. 135), erinnert in mancher Beziehung an die Anordnung der Gefäße auf der Vogelkeimscheibe; ein Randsinus nimmt die durch den Gefäßhof verlaufenden Stämmchen der Dottersacksarterien auf und führt sie über Kopf (und Schwanz) als Dottersacksvenen dem hinteren Ende des Herzens wieder zu.

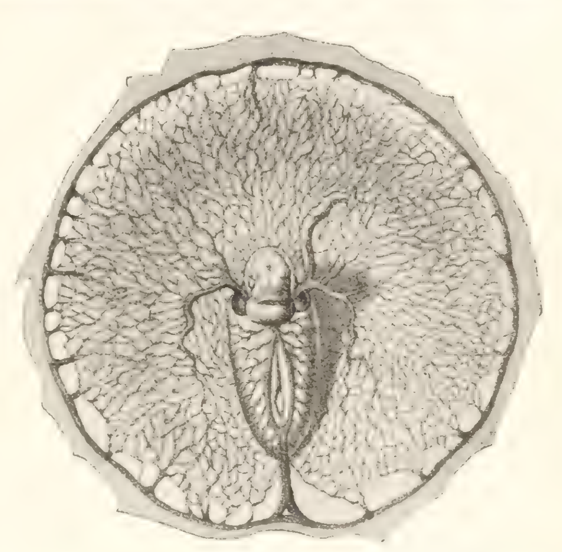


Fig. 135. Area vasculosa von Didelphys virginiana. Nach SELENKA.

Für das Kaninchen hat neuerdings VAN BENEDEN die alten Figuren von BISCHOFF dahin korrigiert, daß er nachwies, daß der Randsinus gewissermaßen als Doppelgefäß erscheint (Fig. 136): das Blut läuft aus dem Gefäßhof zuerst in das äußerste Randgefäß und von diesem in ein System von Venen, welche etwas einwärts von diesem liegen und demselben parallel laufen: diese führen das Blut dann wieder dem Herzen zu.

Wie FLEISCHMANN zeichnet, fehlen auf den walzenförmigen Fruchtblasen vieler Raubtiere stärkere Randgefäße zeitweilig vollkommen (Fig. 137). Dort, wo, wie bei den Primaten, die ganze Nabelblase klein bleibt, ist auch das Gefäßsystem in ihrer Wand unbedeutend. In sehr eigentümlicher Weise gestaltet, als grobes, plumpes Netzwerk zeichnet es SELENKA auf einer ganz jungen Fruchtblase von Hylobates Rafflesi.

Für den Kalong (Pteropus edulis) beschreibt GÖHRE, daß die Nabelblase wie ein drüsiges Organ aussehe; dies tritt gegen Ende der Entwickelung ein, und verliert die Nabelblase schließlich auch ihr Lumen.



Fig. 136. Area vasculosa. Kaninchen. Nach VAN BENEDEN.

Bei vielen Tieren mit stärker entwickelter Nabelblase tritt deren Wand durch Vermittelung des Chorion in nähere Beziehungen zur Uteruswand, so daß man annehmen muß, daß auch die Gefäße der Nabelblase wenigstens zeitweilig, wie die der Allantois dauernd, Nährmaterial aus der Uteruswand für den Fötus entnehmen; es ist alsdann eine Nabelblasenplacenta, eine omphaloide Placentation vorhanden.

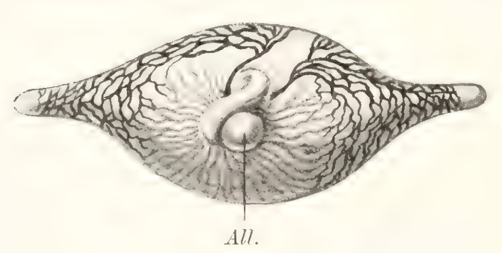


Fig. 137. Fruchtblase vom Fuchs. Embryo mit Allantois (*All.*) und Area vasculosa. Nach FLEISCHMANN.

Dieselbe tritt allerdings in ihrer Bedeutung gegenüber der allantoiden Placentation sehr zurück; sie ist oft nur auf bestimmte kürzere Zeit der Entwickelung beschränkt.

Verhältnismäßig bedeutend ist sie bei einzelnen Marsupialien (Dasyurus, HILL), auch bei einigen Insectivoren (z. B. Talpa), wo die Verbindung der distalen Nabelblasenwand mit dem Uterusepithel erhalten bleibt. In gewissem Sinne kommt sie bei Nagern vor, indem bei diesen das Gefäßsystem der Nabelblase dauernd der Uteruswand angelagert ist, und zeitweilig bei den Raubtieren, bei denen sie allerdings dann direkt mit der Vergrößerung der Allantois von der allantoiden Placenta abgelöst wird. Aehnliches berichtet BONNET von der Nabelblasenplacenta des Pferdes.

Amniogenes Chorion.

Die Entwickelung des amniogenen Chorion weist in der Reihe der Säuger die allergrößten Schwankungen auf.

Das Chorion geht bei der Mehrzahl derselben mit einem Teile seiner Oberfläche in die Bildung der Placenta auf.

Bei den meisten der bisher untersuchten Marsupialier verharrt es in einem niederen Grade der Entwickelung.

Wie oben bereits erwähnt, fehlt bei einigen derselben eine Vereinigung der serösen Hülle mit der Allantois überhaupt; bei anderen bleibt sie auf einen ganz kleinen Bezirk der Oberfläche beschränkt.

Bei vielen der bisher untersuchten Arten unterbleibt sowohl die eigentliche Verbindung der Uterusinnenfläche mit dem Chorionektoderm, als auch eine stärkere Ausbildung des letzteren überhaupt.

Bei einzelnen, so bei Perameles, bildet sich nach HILL in gewissem Bereiche der Chorionoberfläche bei fortschreitender Entwickelung dieser in der That eine Art Placenta, eine Form, welche als Semiplacenta avillosa weiter unten Berücksichtigung erfahren wird; aber gerade hier findet nicht nur keine Verstärkung, sondern geradezu ein Schwund des Chorionektoderms statt.

Bei allen übrigen untersuchten Säugern kommt es zu mehr oder minder starker Wucherung des Chorionektoderms. Dasselbe geht bei den verschiedenen Säugern — in wechselnd großem und wechselnd gestaltetem Bezirke — in den Placentarbau auf und wird bei der Besprechung dieses seine Erledigung finden.

Hier sei nur noch angeführt, daß es bei pluriparen Säugern nicht nur zu Verschmelzung aneinandergelagerter Chorionsäcke kommen kann, sondern daß auch die Wand zwischen solchen schwindet und eine größere Zahl von Föten in einem gemeinsamen Sacke gelegen ist; so hat es BONNET beim Schweine beobachtet und vielleicht ist auch der Befund von JHERING, der bei Praopus hybridus 8 Föten in einem gemeinsamen Sacke fand, durch den gleichen Entwickelungsvorgang bedingt; auch bei Dasypus novemcinctus fand KÖLLIKER eine Anzahl (4) Föten, deren jeder ein Amnion hatte, in einem gemeinsamen Chorion, dessen Placentarteil ebenfalls einheitlich war.

Ein Absterben der Chorionenden während ziemlich früher Entwickelungszeit ist bei manchen schlauchförmigen und sehr langen Fruchtblasen ebenfalls eine physiologische Erscheinung.

Decidua.

Wohl nur bei anthropomorphen Affen und dem Gibbon ist die Bildung einer Decidua vera und capsularis im gleichen Sinne wie beim Menschen beobachtet. SELENKA hat von einer Reihe früher Graviditätsstadien beim Gibbon eine Capsularis abgebildet; über den Entwickelungsgang derselben ist aber nichts bekannt.

Einzelne andere Säuger entwickeln auch eine Capsularis (Muriden, Subungulaten, manche Insectivoren), doch unterscheidet sich dieselbe in ihrem Aufbau beträchtlich von derjenigen des Menschen, ist auch meist nur in ganz früher Entwickelungszeit einigermaßen stärker vorhanden (vgl. Fig. 133), um dann zu vergehen. Auf der Höhe ihrer

Entwickelung besteht sie dann der Hauptsache nach aus spindelförmigen Zellen, welche den etwas vergrößerten Bindegewebszellen der Schleimhaut entsprechen, sich aber in Form und Anordnung durchaus von den menschlichen Deciduazellen unterscheiden.

Die kleinen Erhebungen am Rande der Placenten oder der Fruchtkammern bei Raubtieren, welche man hier und da als Reflexa benannt findet, verdienen diese Bezeichnung nicht.

Auch bei solchen Deciduaten, bei welchen mit der Placenta ein Teil des der Basalis entsprechenden mütterlichen Gewebes inter partum abgestoßen wird, fehlt neben der Placenta meist eine Vera. Als solche sind auch Abschnitte der Schleimhaut nicht zu bezeichnen, wie man sie z. B. beim Kaninchen in der antimesometralen Seite der Fruchtkammer während der Gravidität findet; hier zerfällt zwar ein Teil der Schleimhaut, es findet aber vor dem Zerfall keine Umwandlung in eine Decidua in dem Sinne wie beim Menschen statt. Die in der Schleimhaut hier vorkommenden großen Zellen sind jedenfalls etwas vollkommen anderes als die menschlichen Deciduazellen. Nur unter der Placenta der Katze finde ich Zellen, welche in Form und Anordnung denen der Decidua vera des Menschen durchaus gleichen, anderweit sind sie mir aus eigener Anschauung nicht bekannt.

O. Schultze vertritt neuerdings in seinem Lehrbuche die Meinung, daß eine Decidua capsularis sich bilde, wenn das Ei zur Zeit seines Eintrittes in den Uterus sehr klein sei. Es finde hier nicht genügend ernährende Kontaktfläche, und „dann erzeugt gleichsam das chemische Bedürfnis des Eies eine Decidua capsularis“. Diese Hypothese bedürfte, um Zustimmung zu finden, doch noch weiterer Stützen, als sie deren bisher hat. Jedenfalls erscheint es leichter vorstellbar, daß ein Ei, welches in dem Uterus nicht genügend Ernährung findet, zu Grunde gehtß als daß es nun eine Capsularis erzeugen helfen soll. Dazu kommt, daß mancherlei kleine Eier sich im Uterus entwickeln, ohne daß sie von einer Capsularis umhüllt werden, und daß bei anderen die Vorbereitung auf die Capsularisbildung schon getroffen wird, ehe das Ei in den Uterus eintritt.

II. Die Embryonalhüllen des Menschen.

Der menschliche Embryo besitzt wie derjenige eines jeden anderen Säugers ein Amnion, eine Nabelblase, ein amniogenes Chorion und einen dem Allantoisstiele homologen Strang, den Bauchstiel.

Zu diesen fötalen Hüllen kommen mütterliche, da beim Menschen ebenso wie bei einer kleinen Anzahl von anderen Säugern die Fruchtblase sehr bald nach ihrem Eintritt in die Uterushöhle gegen diese abgekapselt wird, so daß sie in einem besonderen Decidualhohlraume gelegen ist.

Von den Wänden dieses tritt die eine, die Decidua basalis (serotina), in Beziehung zum Aufbau der Placenta, die andere, die Decidua capsularis (reflexa), liefert die Scheidewand gegen die Uterinhöhle. Die Capsularis bildet alsdann in der zweiten Hälfte der Gravidität gemeinsam mit der zur Decidua vera modifizierten obersten Schicht der Uterusschleimhaut eine mütterliche Kapsel, die auf der

fötalen aufliegt und entweder noch während der Gravidität vergeht oder in ihren Resten inter partum losgelöst und ausgestoßen wird.

Wir haben also an den Fruchthüllen des menschlichen Embryo fötale und mütterliche Teile zu scheiden.

Die ersten Stadien der Entwickelung der Hüllen des menschlichen Embryo sind uns bis heute nicht bekannt.

Die jüngsten Embryonen, welche wir vom Menschen kennen, zeigen die Hauptabschnitte der Embryonalhüllen zwar klein, aber bereits ganz vollkommen entwickelt.

Graf SPEE hat in den letzten Jahren Gelegenheit gehabt, eine Reihe von jugendlichen menschlichen Fruchtblasen zu untersuchen und hat auch die jüngste der bisher bekannten — die von PETERS — durchgearbeitet.

Wir verdanken seinen Beobachtungen die Kenntnis, daß beim Menschen schon vor dem Auftreten von Urwirbeln in den wesentlichen Punkten die fötalen Hüllen fertig sind. Das Amnion ist geschlossen, an der ventralen Seite des kleinen Embryonalkörpers hängt eine sehr kleine Nabelblase; das hintere Körperende ist durch einen kurzen Strang, den Bauchstiel von HIS, mit der Innenfläche des Chorion verbunden, einen Strang, der später als Leitgebilde für die Umbilicalgefäße dient. Das Chorion besitzt auch bei den jüngsten Fruchtblasen bereits Zotten.

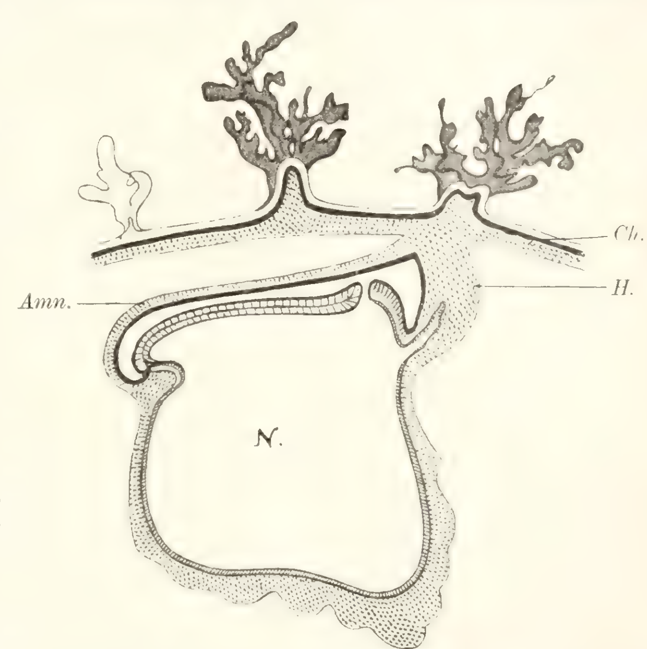


Fig. 138. Fruchtblase vom Menschen. Nach Graf SPEE. Schema. *Ch.* Chorion. *H.* Haftstiel. *Amn.* Amnion. *N.* Nabelblase.

Ein von Graf SPEE entworfenes, nebenstehend reproduziertes Schema giebt diese Verhältnisse wieder, wie sie an den wenigen bis jetzt bekannten ganz jungen menschlichen Fruchtblasen beobachtet sind (Fig. 138).

Die Figur entspricht einem medianen Schnitte durch den Embryonalkörper, der hier wesentlich aus Medullarplatte und Chorda besteht; sie enthält den sehr weiten Canalis neurentericus und hinter diesem einen Primitivstreifenteil, der am Bauchstiele endet. Dieser zeigt ein dem Allantoisgange entsprechendes Entodermdivertikel; er geht hinter dem geschlossenen Amnion in die Höhe, auch von letzterem eine Aus-

stülpung bekommend, und verbindet den Embryo mit dem Chorion. Die Nabelblase steht breit mit der Entodermfläche des Embryo in Kommunikation. Das Amnion ist vollkommen geschlossen und zweiblätterig. Es liegt dem Embryo dicht an. Vom Chorion ist nur der über dem Embryo gelegene Teil dargestellt. Es bildet im ganzen einen im Verhältnis zu Amnion und Nabelblase großen Sack, der mit Zotten besetzt ist.

Ein noch etwas jüngerer Embryo, den Graf SPEE abbildet, zeigt im Prinzipe die gleichen Verhältnisse.

Wie diese Formen entstanden sind, ist bislang durch direkte Beobachtung nicht nachgewiesen. Graf SPEE denkt sich, daß sie in mancher Beziehung ähnlich dem sich entwickelt hätten, was man von der Entwickelung des Meerschweinchens oder von Pteropus kenne; auch HUBRECHT nimmt an, daß das Amnion des Menschen ebenso wie das des Igels durch Dehiscenz innerhalb des Ektoderms entstehen könne. Weiterhin hat HUBRECHT bei seinen Untersuchungen über Tarsius spectrum darauf hingewiesen, daß hier bei Bauchstiel und Nabelblase Entwickelungserscheinungen sich finden, welche mit einzelnen der genauer bekannten menschlichen Embryonen eine auffallende Aehnlichkeit hätten, und ist geneigt, für die Anhangsgebilde des Menschen auf einen ähnlichen früheren Entwickelungsmodus zu schließen, als er ihn bei Tarsius findet. (Das Amnion von Tarsius entwickelt sich aber durch Faltung.)

Auch bei den ganz jungen Fruchtblasen von Affen, die SELENKA beschreibt, fehlen leider die ersten Entwickelungsstadien noch; das, was bekannt ist, steht auf ziemlich der gleichen Stufe wie die jungen menschlichen Fruchtblasen.

Wir können vorerst für die Entwickelung der Nabelblase und des Bauchstieles den Ausführungen HUBRECHT's folgen und uns vorstellen, daß sie ähnlich wie bei Tarsius auch bei Affen und beim Menschen ablaufen mögen.

Jedenfalls ist hervorzuheben, daß auch bei keinem der bisher bekannt gewordenen menschlichen Embryonen eine frei in das Exocölom ragende zapfen- oder blasenförmige Allantois beobachtet worden ist. Von den in der Litteratur zu findenden Angaben über das Vorkommen einer solchen hat keine einer genaueren Prüfung Stich gehalten.

Auch die jüngsten Embryonen hängen durch ihren Bauchstiel mit der Innenfläche des Chorion zusammen, und es erscheint annehmbar, daß dieser Zusammenhang in der That wie bei Tarsius ein primärer ist.

Daß beim Menschen die bei den meisten Säugern vor der Entwickelung der Allantois auftretende Trennung des hinteren Embryonalendes von der Innenseite des Chorion ausbleibe, hat schon früher HIS auf Grund von Erwägungen, zu denen er durch Beobachtung seiner zahlreichen menschlichen Embryonen gekommen war, angegeben. Auch er nimmt, wie HUBRECHT jetzt, an, daß der primäre Zusammenhang zwischen diesen Teilen erhalten bleibe.

Erklärungsversuche anderer Art für die eigentümliche Erscheinung sind von den Autoren, welche junge menschliche Embryonen beobachtet haben, auch sonst mehrfach gemacht; wir können aber auf die Anführung derselben im einzelnen wohl verzichten.

Das Fehlen eines hohlen Allantoisstieles bedingt für den Menschen Eigentümlichkeiten in der Entwickelung der Harnblase, ähnlich denen,

wie sie oben für Cavia erwähnt sind. In fortschreitender Ausbildung des Blasenhohlraumes setzt sich ein Anhang dieses als Urachus bis gegen den Nabel fort; bei Behinderungen in den ableitenden Harnwegen kann sich derselbe erhalten, kann auch ohne solche in mehr oder minder großen, oft abgekapselten Teilen in Form der Urachuscysten persistieren.

Aus dem Bauchstiel entwickelt sich nach His der den Embryo später mit der Innenwand des Chorion verbindende Nabelstrang, indem die Seitenwände des Stieles sich ventral umbiegen und sich unter Bildung eines kleinen, dem Cölom entsprechenden Hohlraumes mit ihren Rändern vereinigen. Sie schließen dabei den Stiel der Nabelblase ein, der ursprünglich frei in der kleinen Cölomhöhle gelegen ist.

Dieser Entwickelungsgang des Nabelstranges erklärt es, daß anfänglich in seinem proximalen Abschnitt auch noch Teile des Darmrohres eingelagert sind.

Durch die Untersuchungen von His, dessen Schilderung wir das Nachstehende entnehmen, sind wir über die eigenartigen Umwandlungen unterrichtet, welche die Dottersacks- und Umbilicalgefäße, insbesondere die Dotter- und die Nabelvenen schon bei sehr jungen menschlichen Embryonen durchmachen.

Die Venae omphalo-meseraicae sind paarig angelegt. Sie ziehen vom Nabel aus an der ventralen Seite des Darmes nach oben und biegen an der unteren Fläche der Leber dorsalwärts um. In der späteren Duodenalregion findet man frühzeitig 2 quere Anastomosen der beiderseitigen Venen, die in Gestalt zweier Ringe das Darmrohr umfassen. Mit zunehmender Entwickelung der Leber kommen die Venae omphalo-meseraicae in die Lebersubstanz zu liegen, und ein Teil ihrer Stämme löst sich in ein Netz kleinerer Gefäße auf. Dieses wird somit in das der Leber eigene Gefäßsystem aufgenommen, und der untere Abschnitt wird zum zuleitenden, der obere zum ableitenden Gefäßsystem der Leber. Der letztere liefert also die Anlagen für die Venae hepaticae; der erstere wird zur Pfortader, deren am Duodenum gelegener Teil bei einem noch nicht 7 mm langen Embryo schon unpaar ist. Der unpaare Abschnitt bildet sich zum Teil dadurch, daß von den um das Duodenum gelegenen Ringen bei dem unteren die rechte, bei dem oberen die linke Hälfte verkümmert, zum anderen Teil durch Längsverschmelzung der nebeneinander gelegenen Stämme.

Eine von dem Ringsinus zur Vena hepatica dextra sich entwickelnde Anastomose wird zur Vena Aranzii, mit der sich dann sekundär und später auch die linke Vena hepatica verbindet.

Die Wurzel für die beiden Venae umbilicales ist in einem unpaaren, im Bauchstiel gelegenen Venenstamm gegeben, der schon sehr früh in dieser Form vorhanden ist. Die beiden Venen, von denen die rechte schon von vornherein schwächer als die linke ist, laufen in der Bauchwand nach oben und treten durch das Septum transversum von His in den Sinus reuniens.

Bei beiden Venen tritt in Verlauf der Entwickelung eine Unterbrechung in dem Stamme ein, der den distalen von dem proximalen Abschnitt trennt: der erstere wird auf der rechten Seite damit vollkommen von seinem unmittelbaren Zusammenhang mit dem Herzen ausgeschlossen und in eine Bauchdeckenvene umgewandelt, deren Blut nunmehr gegen den Nabel hinlaufen muß und in die linke Nabelvene eingeht. Letztere entwickelt eine Anastomose gegen den Sinus annularis der Venae omphalo-

meseraicae und bekommt so auf der unteren Leberfläche einen neuen, während der Fötalzeit bleibenden Zuflußweg nach dem Herzen.

Genauer bekannt sind wir mit den Formen der Embryonalhüllen des Menschen aus der Zeit nach Schluß der Medullarrinne und mehr noch nach eben eingetretener Gesichtskopfbeuge, einer Zeit, welche von den Autoren auf etwa den Schluß des 1. Monats der Gravidität gesetzt wird.

Fruchtblasen aus dieser Zeit sind vielfach in gut erhaltenem Zustande nach Abortus beobachtet, sind auch verschiedentlich auf operativem Wege gewonnen.

Einen Embryo in seinen Hüllen, der direkt nach der Entnahme aus dem Uterus der Lebenden gut konserviert wurde, habe ich selbst gelegentlich untersuchen könnnen; der kleine, ziemlich gekrümmte Embryonalkörper besaß nach Fixierung in Salpetersäure und Nachbehandlung mit Alkohol einen längsten Durchmesser von 4 mm, der Chorionsack mochte außen etwa 1 cm im größten Durchmesser zeigen; er war rings mit Zotten besetzt. Ich habe seiner Zeit die Fruchtblase durch einen glatten Schnitt in zwei Abteilungen zerlegt, und nach Entfernung der innerhalb des Chorionsackes befindlichen Gerinnsel präsentierte sich der sehr schön erhaltene Embryonalkörper, der von einem knapp anliegenden Amnion umhüllt war (Fig. 139).

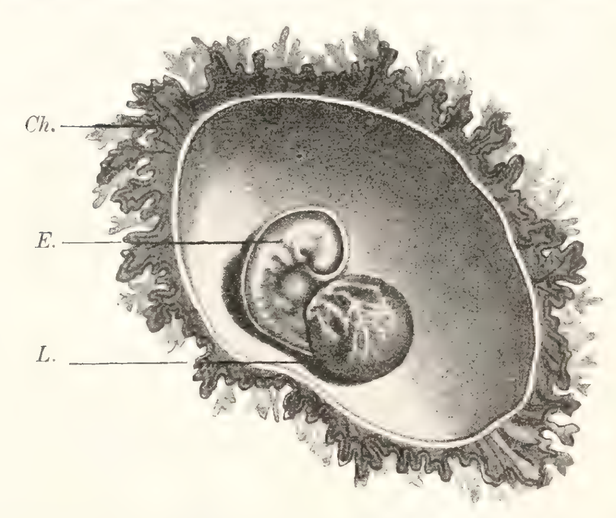


Fig. 139. Embryo vom Menschen in seinen Hüllen. Anfang des 2. Monats der Gravidität. *E.* Embryo im Amnion. *L.* Nabelblase. *Ch.* Chorion, halbiert. Nach einem eigenen in einer Arbeit von HIRSCHLAND abgebildeten Präparat.

Das Hinterende wurde verdeckt von der großen Nabelblase, auf der man die Vasa omphalo-meseraica als Liniensystem erkannte. Da ich das sehr wohl erhaltene Präparat für eine Schnittreihe verwenden wollte, so habe ich von einer Freilegung des hinteren Körperendes des Embryo Abstand genommen.

Die Schnittreihe zeigte das Amnion in dieser Zeit als ganz dünne, zweiblätterige Haut, die in demjenigen Abschnitt, welcher zwischen dem hinteren Embryonalende und dem Chorion lag, mit der Innenfläche des letzteren auf breite Strecke fest verbunden war.

Ein kurzer, starker Nabelstrang führte die Umbilicalgefäße an die Innenfläche des Chorion. Die Wand der Nabelblase ist sehr stark, sowohl in ihrer Entodermauskleidung, als in der mit blutgefüllten Gefäßdurchschnitten durchsetzten mesodermalen Außenwand.

In dem Entoderm finde ich vielfach die kleinen, neuerdings von Graf SPEE besonders hervorgehobenen Einbuchtungen, welche dieser als Drüsen bezeichnet.

Dieselben stellen hier kleine kurze Epithelzapfen dar; nach Graf SPEE entwickeln sie sich zeitweilig zu längeren Schläuchen mit geteilten und erweiterten Enden und weisen in der 6.—9. Woche der Gravidität den höchsten Grad ihrer Ausbildung auf. Sie besitzen dann nach SPEE eine große Aehnlichkeit mit Lebergewebe, und der Autor ist geneigt, Nabelblase und embryonale Leber als physiologisch gleichartige oder nahe verwandte Organe zu betrachten, um so mehr, als er, ebenso wie SAXER, Erscheinungen von Blutkörperbildung in den Epithelien der Nabelblase findet.

Bilder von Fruchtblasen, welche durch Abort ausgestoßen sind, gewähren vom Beginne des 2. Monats ein sehr zierliches Bild: ein mehr oder minder großer Sack, der an seiner ganzen Außenfläche von kleinen, kurzen (Fig. 140) oder bei etwas weiterer Entwickelung längeren, baumförmig verzweigten Zotten (Fig. 141) bedeckt ist.

Wie wir weiter unten bei der Darstellung der Placenta noch besprechen müssen, enthalten aber solche Fruchtblasen wahrscheinlich die fötalen Teile nicht mehr ganz vollständig, sondern haben einen den Zottenspitzen außen aufsitzenden Teil des Ektoderms verloren.

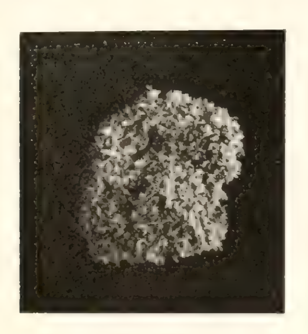


Fig. 140.



Fig. 141.

Fig. 140. Fruchtblase vom Menschen. Anfang des 2. Monats der Gravidität. Amniogenes Chorion von außen. Nat. Größe.

Fig. 141. Fruchtblase vom Menschen. 2. Monat. Chorion von außen. Nat. Gr.

Das eröffnete Chorion kann in seinem Binnenraume etwas wechselnde Bilder liefern, je nachdem das Amnion dem Embryo noch dicht anliegt oder bereits stärker gewachsen ist. Im ersteren Falle erscheint die Nabelblase noch rundlich oder oval (Fig. 142), und die Gefäße auf derselben sind gut zu erkennen. Da aber im 2. und 3. Monat der Gravidität das Amnion rascher wächst als das Chorion, schwindet allmählich der bis dahin erhaltene Raum des Exocöloms, das Amnion lagert sich der Innenwand des Chorion an, und dabei plattet sich die Nabelblase ab.

Bei einem jungen Embryo aus dem 2. Monat, der aber bereits einen kleinen freien Nabelstrang besitzt — der letztere entsteht und wächst mit der Vergrößerung der Amnionhöhle — sehe ich (Fig. 143) an der Innenwand des Chorion von der Insertionsstelle des Nabelstranges 2 kleine Leistchen abgehen. Die eine zeigt offenbar den Weg, welchen Umbilicalgefäße aus dem Nabelstrang an die Innenfläche des Chorion nehmen; die andere ist der Stiel der Nabelblase und führt unmittelbar auf das kleine, jetzt abgeplattete Bläschen zu, um in diesem zu enden.

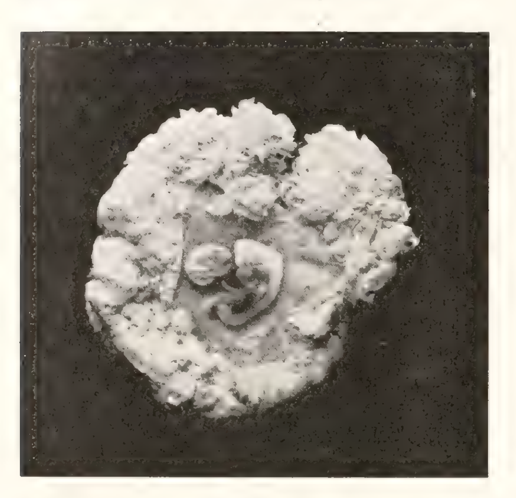


Fig. 142. Fruchtblase vom Menschen; Anfang des 2. Monats. Chorion eröffnet. Nabelblase ein wenig gefaltet.

Schon am Ende des 2. Monats füllt das Amnion den Binnenraum des Chorion aus; eröffnet man eine Fruchtblase aus dieser Zeit, so kommt man nach Durchtrennung der nun überall aus Chorion und Amnion gebildeten Wand unmittelbar in die Amnionhöhle. Mit Vergrößerung dieser ist auch der Nabelstrang länger geworden, so daß der kleine Embryonalkörper nun mehr an einem wohl ausgebildeten Strange von einigen Millimetern Länge hängt. Eine ursprünglich in diesem liegende Darmschlinge hat sich jetzt aus demselben bereits in die Leibeshöhle zurückgezogen.

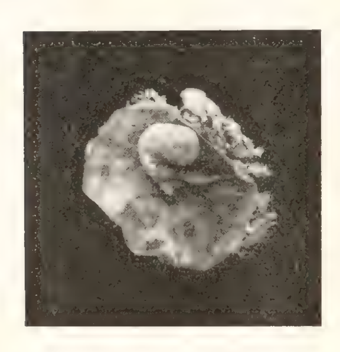


Fig. 143. Fruchtblase vom Menschen. 2. Monat. Chorion und Amnion eröffnet. Embryo mit Nabelstrang und Nabelblase. Nat. Gr.

Bei zunehmender Größe des Foetus wachsen dann auch die Hüllen rasch.

Am wenigsten Umwandlungen in der Dimension erfährt im weiteren Laufe der Gravidität die Nabelblase; ihr Stiel verlängert sich zwar beträchtlich, sie selbst vergrößert sich aber nur wenig und kommt über einen Durchmesser von wenigen Millimetern nicht hinaus; so findet man das abgeplattete Bläschen in der reifen Nachgeburt vor (B. S. Schultze).

Ein Ueberrest des Nabelblasenstieles, des Ductus omphalo-meseraicus, erhält sich beim Menschen nicht gerade selten als Meckelsches Divertikel des Darmes; dasselbe kann hier und da sogar seinen Zusammenhang mit dem Nabel bewahren.

Amnion und Chorion wachsen rasch. Namentlich nimmt der mit dem Liquor amnii gefüllte Hohlraum des Amnion zeitweilig sehr beträchtlich zu, so daß sich der Foetus einer ziemlich freien Beweglichkeit erfreuen wird. Mit dem Wachstum der Amnionhöhle geht auch die weitere Verlängerung des Nabelstranges Hand in Hand (Fig. 144).

Das Chorion ist anfänglich an seiner ganzen Oberfläche mit Zotten besetzt, weiterhin, vom 3. Monat an, findet man solche in stärkerer Entwickelung nur noch im Chorion frondosum, d. h. in demjenigen Teile desselben, der sich mit der Decidua basalis zur Placenta verbindet. Mit den Umbildungen dieser werden wir uns bei der Darstellung vom Bau der Placenta zu beschäftigen haben.



Fig. 144. Foetus vom Menschen aus dem 3. Monat im geschlossenen Amnion.

Der der Decidua capsularis anliegende Teil, das Chorion laeve, entbehrt später der Zotten. Man muß wohl nach Schnittpräparaten annehmen, daß einmal die zwischen den ursprünglich vorhandenen Zotten liegende glatte Chorionfläche stark wächst, dann aber auch in der That eine Rückbildung der Zotten stattfindet.

An dem in Fig. 145 abgebildeten Uterus gravidus finde ich das Chorion laeve noch mit spärlichen Zöttchen besetzt.

An dem Durchschnitt durch das Chorion laeve eines in meinem Besitz befindlichen, durch Operation gewonnenen Uterus gravidus des 4. Monats, der sich durch einen vorzüglichen Erhaltungszustand auszeichnet, da er unmittelbar nach der Operation konserviert wurde, ist das Chorion laeve für das unbewaffnete Auge zottenfrei (Fig. 145a). Bemerkenswert erscheint an diesem Präparat der relativ kleine Bezirk des Chorion laeve gegenüber der sehr erheblichen Ausdehnung des zum Aufbau der Placenta verwendeten Chorion frondosum.

An dem in Fig. 146 gezeichneten Uterus gravidus des 5. Monats finde ich das Chorion laeve natürlich ebenfalls vollkommen glatt. An einem Uterus, wie dem eben erwähnten, entsprechen die fötalen Hüllen im wesentlichen dem, was wir an der reifen Nachgeburt sehen.

Zu den fötalen Hüllen kommen nun in frühester Zeit bereits die von der Mutter gelieferten Deciduen, Decidua basalis (serotina), capsularis (reflexa) und vera. Von diesen würde die Basalis sich in ihren oberen Abschnitten mit dem Chorion frondosum zur Placenta vereinigen. Die Capsularis bildet eine anfänglich dicke, später dünnere, schließlich mit der Vera verschmelzende Membran, deren Anlage mit der Festsetzung der Fruchtblase im Uterus Hand in Hand geht.

Die ältere Embryologie nahm an, daß sie sich bilde, indem um die in den Uterus eingetretene und an die Basalis angelagerte Fruchtblase sich ein Ringwall von Schleimhaut erhebe und die Fruchtkammer gegen die Uterinhöhle abschlösse, indem seine Ränder sich über dem distalen Pole der Fruchtblase vereinigten.

Erst ganz neuerdings ist das erste Präparat beobachtet, bei welchem die Capsularis noch in der Bildung begriffen war; es ist das unten genauer besprochene Objekt von PETERS. Nach dem bei diesem aufgenommenem Befunde nimmt PETERS an, daß die Fruchtblase mit ihrer Anlagerung an die Uteruswand das Schleimhautepithel zerstöre und daß sich dann die zugeschärften Ränder der verdickten Schleimhaut hinter dem Ei zusammenschöben; dieselben bestehen in dem Präparat von PETERS in einem Ringe von Bindegewebe, der gegen



Fig. 145. Uterus gravidus vom Menschen, von vorn eröffnet. 3. Monat der Gravidität. V. Uterushöhle mit Decidua vera. C. Decidua capsularis, ebenso wie die Fruchtblase eröffnet. A. Amnion von innen. Verkleinert.

die Uterinhöhle noch von einem wohl erhaltenen Epithel überzogen ist. Eine in der Capsularis vorhandene Lücke wird durch einen Pfropf von Fibrin und Blutkörpern, BONNET's Schlußcoagulum, geschlossen. Graf SPEE nimmt an, daß das Ei in ähnlicher Weise, wie er dies für das Meerschwein beschreibt, das Uterusepithel durchbohrt, sich im Bindegewebe einbettet und daß hinter ihm der Rand der Schleimhaut sich zur Capsularis vorschiebt und abschließt.

Die Capsularis ist zeitweilig ziemlich stark. Da der ganze Uterus in der ersten Zeit der Gravidität rascher wächst als die Fruchtblase und da die Capsularis der letzteren anliegen bleibt, so füllen Capsularis und Fruchtblase die Uterinhöhle in der ersten Hälfte der Gravidität nicht vollkommen aus. Die Capsularis ragt alsdann wie ein Vorsprung in die Uterinhöhle hinein.



Fig. 145a. Uterus gravidus vom Menschen aus dem 4. Monat. Sagittalschnitt; verkleinert.

Unsere Fig. 145 zeigt bei eröffneter Uterinhöhle und gleichfalls eröffneter Capsularis doch am oberen Rande die Art und Weise, in welcher die Capsularis in die Uterinhöhle hineinragt. Von der zweiten Hälfte der Gravidität an wächst dann die Fruchtblase mit der Capsularis rascher als der Uterus, und infolgedessen schwindet die Uterushöhle, die Capsularis legt sich an die Vera an und verschmilzt mit ihr. Bei dem älteren Uterus gravidus — Fig. 146 — aus dem 5. Monat waren Capsularis und Vera miteinander vereinigt.

Die Decidua capsularis enthält in ihrer ersten Entwickelungszeit an ihrem Uebergange in die Vera Drüsen, welche noch eine Strecke

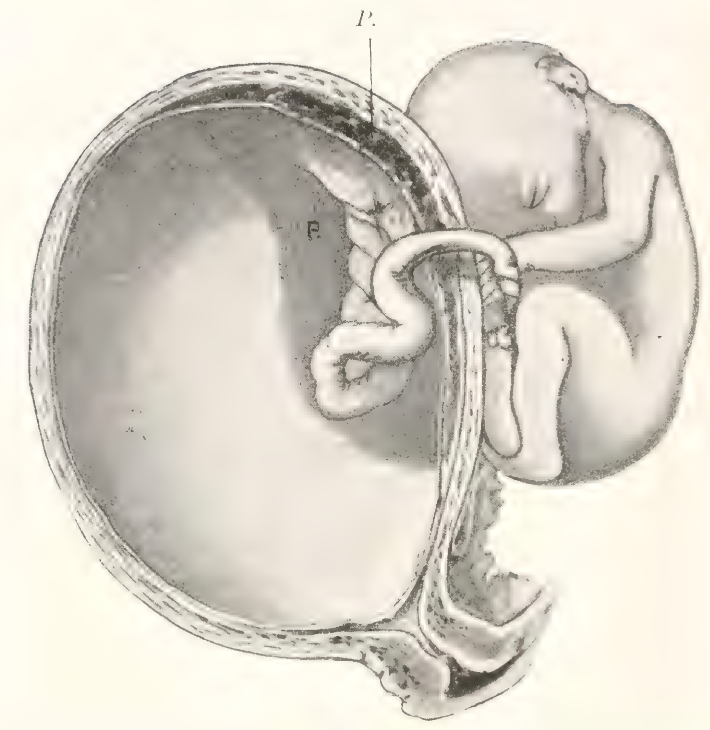


Fig. 146. Uterus gravidus vom Menschen. 5. Monat. Sagittalschnitt. *P.* Placenta. Verkleinert.

auf die Capsularis heraufrücken können. Im übrigen stellt sie später eine dünne Bindegewebsmembran dar. Nach der Angabe von MINOT geht sie in der letzten Zeit der Gravidität ganz verloren.

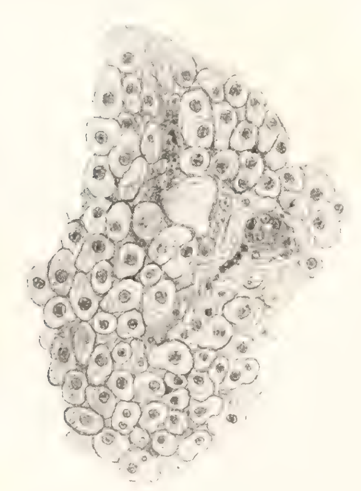


Fig. 147. Deciduazellen aus der Decidua vera des Menschen. 2. Monat. Schnittpräparat.

Die Entwickelung der Decidua vera, deren Vorstufe in den menstrualen Veränderungen der Schleimhaut gegeben ist, setzt in ihren ersten Phasen schon außerordentlich früh ein. Sie macht sich bemerkbar in einer Vergrößerung der Drüsen, die schon in dem von PETERS (s. u.) beschriebenen — dem jüngsten der bis dahin bekannten Uteri gravidi — vorhanden ist. Gleichzeitig beginnen die Bindegewebszellen der Schleimhaut sich zu vergrößern, ohne zunächst eine Umwandlung in eigentliche Deciduazellen zu zeigen. Doch tritt auch eine solche bald ein, und findet man sie alsdann in den oberen Schichten der umgebildeten Schleimhaut in den bekannten großen polygonalen Formen (Fig. 147).

OPITZ bezeichnet es als sicheres Schwangerschaftszeichen, wenn man bei der Untersuchung von dem Uterus ent-

nommenen Gewebsteilen Deciduazellen von 20—50 μ Durchmesser entweder in geschlossenen Gruppen oder vereinzelt oder wenn man die charakteristisch geformten Schwangerschaftdrüsen findet.

Die Vera hat dabei schon vor Festsetzung der Fruchtblase an Dicke zugenommen: dies Wachstum schreitet in der ersten Zeit der Gravidität rasch vor, und dabei erweitern sich in einer mittleren Zone die in dieser gelegenen Abschnitte der Uterindrüsen, so daß eine besondere spongiöse Lage entsteht, welche eine obere und eine tiefe kompakte Schicht voneinander trennt. Die Dicke der Vera nimmt später mit der fortschreitenden Vergrößerung der Uteruswand wieder ab.

Die Drüsen, welche zeitweilig bis in die Muscularis in die Tiefe reichen können, sind in ihren Ausmündungsstellen an der freien Fläche noch im 3. Monat gut zu erkennen (Fig. 148). Sie verlieren in ihren oberen Abschnitten ihr Epithel, das in den tieferen, von denen später die Regeneration ausgeht, erhalten bleibt.

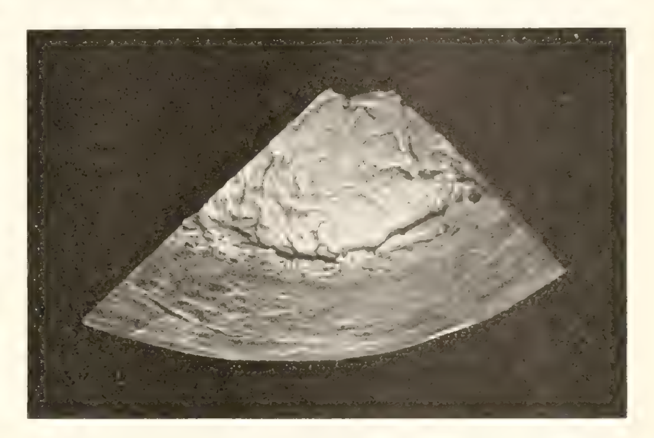


Fig. 148. Uterus gravidus vom Menschen. Flächenansicht und Durchschnitt der Decidua vera. 3. Monat. Nat. Gr.

In einem Uterus gravidus, der kurz vor der Reife operativ entfernt werden mußte und ganz frisch konserviert werden konnte, finde ich neben der Placenta die Decidua vera in einer Art Zerfall begriffen vor, der wohl die Ablösung vorbereitet.

Ein Vergleich der Figuren zeigt die Entwickelung und allmähliche Verlängerung des Nabelstranges.

Dieser besteht an der reifen Placenta aus einem an Zellen armen Gallertgewebe, der Wharton'schen Sulze, in welches die Umbilicalgefäße, 2 Arterien und eine Vene mit ihren mächtigen Wandungen von glatte Musculatur angelagert sind. Reste von Allantoisgang und Nabelblasengang können zwischen den Gefäßen liegen. Die Menge der Wharton'schen Sulze bedingt die Dicke des Nabelstranges.

Die Anordnung der Gefäße, Länge und Dicke des Stranges, sowie seine Insertion auf der Placentaroberfläche sind beträchtlichem Wechsel unterworfen, über den Hyrtl seiner Zeit eingehende Untersuchungen angestellt hat.

III. Der Bau der Placenta.

Eine Placenta im allerweitesten Sinne bildet sich bei allen viviparen Säugern, bei denen das amniogene Chorion von der Allantois oder der Nabelblase vaskularisiert wird und eine Verbindung mit der Innenfläche des Uterus eingeht.

Man kann sonach allantoide und omphaloide Placentation unterscheiden. Die letztere ist rein bisher nur von HILL bei Dasyurus viverrinus beobachtet, kommt sonst lediglich als Nebenform entweder zeitweilig während des Entwickelungsganges oder seltener dauernd die ganze Tragzeit hindurch, bei einzelnen Tieren die Allantoisplacenta ergänzend, vor.

Die Wege, auf welchen der Foetus sein Nährmaterial von der Mutter bezieht, brauchen aber keineswegs auf den Bezirk der Placenta beschränkt zu sein und können auch innerhalb dieser in sehr verschiedener Weise nebeneinander vorkommen, einheitliche oder, was häufiger ist, mehrfache sein.

Je mehr die Arbeiten der letzten 2 Jahrzehnte unsere Kenntnisse von dem Aufbau der Placenta im allgemeinen gefördert haben, um so mehr haben wir erkennen gelernt, daß, trotz der im allgemeinen gleichmäßigen physiologischen Aufgabe der Placenta für den Organismus, der Bau doch innerhalb gewisser Grundzüge bei den verschiedenen Tierformen in einer Weise Abweichungen zeigt, die man sonst bei Organen gleicher physiologischer Wertigkeit nicht findet, also auch hier a priori nicht erwarten sollte.

Die fortschreitende Erkenntnis der Variationen im Aufbau der Placenta hat die Schwierigkeiten für eine rationelle Nomenklatur nicht unwesentlich vermehrt. Daß die bisherige keineswegs ideal ist, weiß jeder, der sich in unserem Gebiet umgesehen. Finden wir doch vielfach nicht etwa für die gleiche Sache die verschiedensten Bezeichnungen, sondern leider auch für verschiedene Dinge die gleichen Termini. Daß die Terminologie unzureichend ist, wird mehrfach hervorgehoben. Um ein Beispiel herauszugreifen: KÖLLIKER sagt in seiner Entwickelungsgeschichte unter anderem, daß im Uterus gravidus des Schweines (und anderer Tiere) „placentaähnliche Bildungen“ ganz fehlten, und es erscheint ihm daher der Ausdruck Placenta diffusa nichts weniger als passend. Er redet deshalb auch, ohne ihn zu brauchen, im gegebenen Falle nur von Mammalia non deciduata und nennt den „Typus des Schweines“ und den „Typus der Wiederkäuer“. Aehnliche Auffassungen finden sich auch anderweit.

Um die Schwierigkeiten zu erhöhen, kommt hinzu, daß Tierformen, welche der Systematiker sonst zusammenstellt, in dem Aufbau ihrer fötalen Ernährungsapparate sehr wesentlich voneinander abweichen; endlich, daß die Urteile über den feineren Aufbau der Placenten heute mehr als je auseinandergehen.

Auch der für die Systematik verwendete Terminus der Decidua und die von ihm hergenommene Einteilung der viviparen Säuger in Deciduata und Indeciduata hat, wie bekannt, neuerdings Anfechtung gefunden.

Trotz der obwaltenden Schwierigkeiten erscheint es mir im Interesse der wissenschaftlichen Verständigung und im didaktischen angebracht, auf Grund des vorliegenden Materiales und unter Berücksichtigung der vorhandenen Differenzen in der Beurteilung der Placenten den Versuch zur Verbesserung der Terminologie zu machen. Ich lehne mich dabei, soweit angängig, an die von OWEN, HUXLEY und KÖLLIKER gegebene Grundlage an und trenne zunächst die Säuger in 1) Mammalia achoria und 2) Mammalia choriata. Achoria wären solche Säuger, bei denen es nicht zu einer festeren Verbindung von Uteruswand und Fruchtblase kommt. Die Außenschicht dieser würde

dann auf der Stufe einer „serösen Hülle" stehen bleiben. Das kommt außer bei den oviparen Monotremen bei einem vielleicht größeren Teile der Marsupialiern vor.

Die Achoria sind natürlich auch zugleich Aplacentalia.

Für die Mammalia choriata erscheint nun der Versuch einer Gruppierung nach Ordnungen unzweckmäßig, da er nicht durchzuführen ist. Einzelne Ordnungen müßten zerlegt werden, und bei einzelnen Vertretern anderer können zwei verschiedene Placentarformen nebeneinander vorkommen (s. u. Centetes).

Es sind deshalb nicht die Ordnungen, sondern nur die verschiedenen Placentarformen in Gruppen nebeneinander zu stellen.

Alle Mammalia choriata weisen eine — allerdings mehr oder minder ausgesprochene — Verbindung der Außenfläche der Fruchtblase mit der Innenfläche des Uterus, eine Placenta, auf. Die seröse Hülle wird jetzt als amniogenes Chorion oder kurzweg als Chorion bezeichnet.

Zu den Choriaten gehören von den Marsupialiern nach den Beobachtungen von HILL mindestens Perameles und Dasyurus, außerdem alle anderen viviparen Säuger.

Eine bei Phascolarctus und einigen anderen Marsupialiern vorkommende Verklebung des Chorion mit der Innenfläche des Uterus scheint so unbedeutend zu sein, daß man diese Formen wohl zweckmäßiger als Achoria bezeichnet.

Die Termini Deciduata und Indeciduata für die Einteilung der Choriata sind, wie gesagt, neuerdings beanstandet; es wird darauf hingewiesen, daß sie an sich unzweckmäßig, ferner daß Uebergangsformen zwischen beiden vorhanden seien. Wir können den Terminus decidua für die in der Gravidität umgewandelte Uterinschleimhaut ganz wohl beibehalten, zudem er für viele Fälle, wie z. B. für die Primaten, den Menschen, schlecht zu ersetzen wäre, können auch von Deciduaten und Indeciduaten reden, vermeiden aber meines Erachtens eine Reihe von Schwierigkeiten, die sich aus den Untersuchungen der letzten Jahre ergeben, wenn wir denselben für die Einteilung fortlassen.

Wir können dann die Placenten in solche scheiden, bei welchen inter oder post partum mütterliche Gefäße nicht eröffnet oder ausgeschaltet zu werden brauchen, und in solche, bei denen dies geschieht. Für letztere Formen ist der Terminus Placenta vera oder Vollplacenta für den Mutterkuchen zu reservieren, während wir bei den ersteren von einer Halbplacenta — Semiplacenta — reden.

Als Semiplacenta kann dann schon diejenige Form des Nährapparates bezeichnet werden, wie sie bei Perameles und Dasyurus vorkommt, und kann man diese als Semiplacenta avillosa den anderen Halbplacenten gegenübersetzen. Dabei wäre hier diejenige von Perameles als allantoidea von der omphaloidea von Dasyurus zu scheiden.

Der Terminus Chorion wird zwar gemeiniglich als Zottenhaut übersetzt; da er aber lediglich Haut bedeutet, so erscheint es doch angängig, unter die „Choriata" auch Säuger einzureihen, bei denen man von einer Semiplacenta avillosa, von einer zottenlosen Halbplacenta redet.

Als Semiplacenta diffusa wäre dann diejenige Form zu bezeichnen, die man bei Dickhäutern, Einhufern etc. findet, Semiplacenta multiplex

diejenige der meisten Wiederkäuer. (Als Semiplacenta multiplex composita kann man hier noch solche Formen unterordnen, bei welchen neben den für die multiple Halbplacenta charakteristischen Kotyledonen noch freie Zotten vorkommen.)

Auch eine Semiplacenta zonaria giebt es, eine Form, die man jetzt der Placenta zonaria (s. unten) ganz gut gegenübersetzen kann; es wäre das eine solche, bei der Zotten in gürtelförmiger Anordnung auf der Chorionoberfläche sitzen, Zotten, die inter partum aus ihren Gruben herausgezogen werden, wie das TURNER für Halicore Dugong sehr wahrscheinlich gemacht hat.

Die Möglichkeit des Vorkommens einer Semiplacenta discoidalis ist auch nicht auszuschließen, d. h. einer Placenta, die bei indeciduatem Typus die Zotten in Gestalt einer Scheibe auf der Außenfläche des Chorion angeordnet zeigt. Vielleicht gehören einzelne der sogenannten glockenförmigen Placenten hierher.

Jedenfalls könnten wir auch eine solche Placentarform, wenn eine genauere Untersuchung ihr Vorhandensein nachweist, ohne jeden Zwang nach unserer Terminologie den bislang aufgezählten anreihen.

Was die Mammalia choriata deciduata der älteren Terminologie anlangt, so lautet nach KÖLLIKER für diese die Definition: „Die fötalen und mütterlichen Teile sind in einer Placenta innig verbunden, und löst sich bei der Geburt immer ein Teil der Mucosa uteri mit ab."

Gegen diese Definition wird ein Teil der Autoren, welche neuerdings über den Bau der Placenta gearbeitet haben, heute Einspruch erheben; wie unsere Darstellung weiterhin ausführen wird, nehmen einzelne derselben für die Placenta allgemein, andere wenigstens für einzelne Placenten an, daß sie lediglich aus fötalen Zellen aufgebaut werden und daß von der Mutter für dieselben nur das Blut geliefert würde, das nach dieser Annahme dann in fötalen Räumen cirkuliert.

Bei der Abstoßung solcher Placenten geht nach Annahme dieser Autoren kein mütterliches Gewebe verloren, und die Bezeichnung solcher Formen als Deciduaten erscheint jenen unzulässig.

Will man die gemeinsamen Eigenschaften aller Vollplacenta so zusammenfassen, daß auch die verschiedenen Auffassungen über den Aufbau der Placenten gewahrt werden, so würde man sagen können, daß bei denselben fötale und mütterliche Teile zu einer Placenta (oder deren zwei) sich so vereinigen, daß bei oder bald nach der Geburt mit den rein fötalen Teilen auch mindestens die das mütterliche Blut führenden Räume (und wohl ein Teil von deren Zuleitungswegen) entweder losgelöst werden oder in situ zu Grunde gehen. Der letztere Zusatz muß gemacht werden, um Objekte wie Talpa einreihen zu können, bei denen nach neueren Angaben die Embryonalhüllen nach dem Wurfe nicht ausgestoßen werden, sondern in situ zu Grunde gehen. (Es bestände also hier, ähnlich wie es HILL für einige Marsupialier bezeichnet, ein kontradeciduater Typus.)

Die Gruppierung der echten Placenten (Vollplacenten) als Placenta zonaria und Placenta discoidalis mag bleiben. Doch würden diese beiden Formen Unterabteilungen aufweisen.

Wir müssen neben der Zonaria, die vollkommen geschlossen ist — Unterbrechungen kommen bei ihr als Entwickelungsphasen vor — eine Zono-discoidalis unterscheiden, eine Placenta, die als zonaria angelegt wird, aber aus dieser in eine doppelt scheibenförmige übergeht.

Außerdem ist es vielleicht nicht unpraktisch, als Placenta zonaria composita solche Formen anzureihen, bei denen, wie für den Elefanten beschrieben wird, neben dem Placentargürtel noch zottenbesetzte Pole am Chorion vorhanden sind.

Die Placenta discoidalis würde dann eine discoidalis simplex und eine duplex (bidiscoidalis) unterscheiden lassen und ferner eine besondere Form, die ich bei Centetes finde und als Placenta discoidalis perforata bezeichne.

Dieser Art der Einteilung liegt die Form der fertigen Placenta zu Grunde; während des Entwickelungsganges kann ein Besatz von Zotten auf der Chorionoberfläche in viel größerer Ausdehnung sich bilden, als er späterhin erhalten bleibt (Homo, auch andere Säuger), doch ist es nicht zweckmäßig, diese vorübergehenden Entwickelungserscheinungen für die Einteilung zu verwenden.

Nebenstehend versuche ich das eben Ausgeführte übersichtlich zusammenzustellen; die oviparen Monotremen bleiben außer Betracht; außerdem schalte ich dabei vorläufig einige seltenere, mir aus eigener Anschauung nicht bekannte Placentarformen aus, wie sie gewissermaßen als Specialitäten in einzelnen Tieren vorkommen. Dieselben würden übrigens für den Bedarfsfall ganz gut an geeigneter Stelle eingesetzt werden können.

Mammalia vivipara

M. achoria (Aplacentalia)

M. choriata (Placentalia)
Diese können besitzen eine

Semiplacenta (Halbplacenta), welche sein kann:	oder	Placenta (Vollplacenta), welche sein kann:
1. S. avillosa		1. P. zonaria
a) allantoidea		a) simplex
b) omphaloidea		b) composita
2. S. diffusa		2. P. zono-discoidalis
3. S. multiplex		3. P. discoidalis
4. S. zonaria		a) simplex
		b) duplex
		c) perforata.

Als ein Vorteil der vorstehend skizzierten Terminologie erscheint es mir, daß wir nach derselben die bisher bekannten Placentarformen gut gegeneinander abgrenzen können. Wir brauchen keine Uebergangsformen zu notieren, welch' letzteres schließlich doch immer nur ein Zeichen für uns ist, daß die Definitionen, die wir aufstellen, noch keine scharfen sind.

Wie bei den Embryonalhüllen, so ist auch bei den Placenten der phylogenetische Entwickelungsgang Gegenstand der Erörterung gewesen.

Ich verweise hier auf die Erklärungsversuche von Balfour; dieser geht bei seinen Betrachtungen von der Thatsache aus, daß bei den Marsupialiern die Nabelblase den Hauptanteil an der Vaskularisation des Chorion habe, daß aber außer durch diese auch durch die Allantois ein Teil des Chorion gefäßhaltig gemacht werde.

Er nimmt hiernach an, daß dies auch bei den Stammformen der Placentalier einmal der Fall gewesen sei und daß sonach solche Formen, welche, wie Insectivoren, Chiropteren und Nager (s. u.), auch jetzt noch omphaloide und allantoide Vaskularisation nebeneinander aufwiesen,

damit die ursprünglichen Verhältnisse konserviert hätten. Ferner ergiebt sich für ihn hieraus die Wahrscheinlichkeit, daß die Ausgangsform für die Placenta die diskoidale gewesen sei.

Von der diskoidalen Placenta leitet BALFOUR die Placenta zonaria ab unter der Voraussetzung, daß bei Carnivoren auch jetzt noch zuerst eine Art diskoidaler Placenta angelegt werde, da ja die Allantois zunächst an einem diskoidalen Felde der Innenwand des Chorion sich anlagere.

Als zweiten, aus der diskoidalen Placenta entwickelten Typus nimmt er die diffuse Placenta an, aus der dann wieder durch Reduktion sich metadiskoidale Placenten, wie bei Menschen und Affen, oder eine gürtelförmige, den Ausdruck metazonaria gebraucht er allerdings nicht, wie bei Orycteropus gebildet haben könnte: auch die gürtelförmige Placenta des Elefanten weise durch Zottenbüschel an ihren Kuppen auf ihren Ursprung aus einer diffusen hin. Ich kann meinerseits nicht finden, daß diese Betrachtungen uns für unsere Auffassung von der Placenta wesentlichen Vorteil bringen, und auch MINOT, der in seinem Lehrbuche die Phylogenie der Placenta erörtert, kommt doch, wie bei der der Embryonalhüllen, zu dem Endergebnis, daß dieselbe dunkel sei.

A. Die Halbplacenten.

1. Semiplacenta avillosa.

Die einfachsten Wechselbeziehungen zwischen Fruchtblase und Uteruswand bei festerer Verbindung der beiden Teile miteinander beschreibt HILL für Embryonen von Perameles nasuta und obesula, sowie ganz neuerdings für Dasyurus viverrinus.

Eine bei anderen Marsupialiern vorkommende Verbindung, die das Chorion in seinem nicht vaskularisierten Teil mit der Uteruswand eingeht, wie sie z. B. CALDWELL für Phascolarctos cinereus schildert, ist so locker, daß sie auch den Halbplacenten kaum noch zuzurechnen ist.

a) Perameles.

HILL hat bei Perameles gefunden, daß der Embryo, wie bei anderen Marsupialiern, tief in den Dottersack einsinkt, daß aber über seinem Rücken ein Feld frei bleibt, in welchem die Allantois die Innenfläche des Chorion erreicht. In deren Bereich und in dem Bezirk dicht neben ihr kommt es zu einer so festen Verbindung von Fruchtblase und Uteruswand, daß man dieselbe als Placentation bezeichnen muß.

Als Vorbereitung für diese verdickt sich die Uteruswand, und ihr Epithel verwandelt sich in ein starkes Syncytium, dessen Kerne sich zumeist in Gruppen in der Tiefe der Protoplasmamasse ansammeln. In dieses Syncytium schieben sich von unten die mütterlichen Kapillaren ein und bilden dicht unter der Oberfläche desselben ein Netzwerk.

Mit der so umgewandelten Schleimhaut des Uterus verbindet sich dann zunächst das Chorion in dem Bezirk, in welchem die Allantois demselben von innen anliegt. Ektoderm und Syncytium vereinigen sich dabei sehr fest (Fig. 149). Außerdem verbindet sich aber auch noch in einer ringförmig um das Allantois-Chorionfeld gelegenen Zone ein



Fig. 149. Chorion und Uteruswand obesula von Perameles in erster Anlagerung. Uterine Gefäße schwarz. Nach HILL. *Ch.* Chorionektoderm. *U.E.* Uterusepithel.

Teil Chorion, der hinter und unter der Nabelblase gelegen ist, in gleicher Weise mit dem Uterus.

Im weiteren Verlauf geht nun nach HILL über den Allantoisgefäßen das Ektoderm des Chorion zu Grunde und die Allantoisgefäße liegen dann den Kapillaren der Uteruswand dicht an, nur durch eine dünne Schicht mütterlichen Syncytiums von derselben getrennt: beide Gefäßlagen bewahren ihre Endothelwand (Fig. 150). Dabei sind die

U.E.

Fig. 150. Semiplacenta avillosa. Perameles obesula. Aelteres Stadium, Schnittpräparat. Nach HILL. *U.E.* Uterusepithel. Mütterliche Gefäße schwarz.

Drüsen der Schleimhaut auch gegenüber dem Allantoisfeld vorhanden, und Hill bildet einen Schnitt ab, in welchem die Allantoisgefäße ohne Ektodermüberzug eine offene Drüsenmündung überbrücken.

Mit dieser Annäherung der Gefäße aneinander ist dann die kleine Halbplacenta fertig.

Bei der Geburt geht nicht nur nichts von der Schleimhaut des Uterus verloren, sondern es bleibt an dieser sogar noch ein Teil der Allantoiswand haften, der von mütterlichen Leukocyten resorbiert wird. Hill bezeichnet das als kontradeciduaten Typus.

Die Untersuchungen von Hill sind nach mehrfachen Richtungen von Interesse; sie lehren, daß bei den bis dahin in den Beziehungen der Fruchtblase zur Uteruswand für einheitlich angesehenen Marsupialiern schon Gruppen zu trennen sind, ferner daß bei denjenigen, deren Fruchtblase eine festere Verbindung mit dem Uterus eingeht, Differenzierungen insoweit vorkommen, als omphaloide und allantoide Placentation nebeneinander einhergehen.

b) Dasyurus.

Als Semiplacenta avillosa — aber als reine omphaloidea gegenüber der gemischten von Perameles — kann man das Nährorgan für den Embryo von Dasyurus viverrinus bezeichnen, wie es Hill vor ganz kurzem beschrieben hat.

Die Fötalmembranen zeigen hier die auch von anderen Marsupialiern her bekannte Anordnung: An der Innenseite des Chorion liegt zu $^4/_5$ die Nabelblase an, von der wieder etwa $^1/_3$ vaskularisiert ist. $^2/_3$ sind zweiblätterig.

$^1/_5$ des Chorion ist von Ektoderm und Hautplatte gebildet; unter dieser liegt eine Allantois, die in späterer Entwickelungszeit eine physiologisch wohl vollkommene Rückbildung erfährt.

Die lange und bandförmige Allantois steht nur zeitweilig in Verbindung mit dem Chorion, und ihre Gefäße erfahren während der letzten Graviditätszeit eine vollkommene Degeneration.

Die Uteruswand schwillt beträchtlich an, die Drüsen wachsen, und unter dem Epithel entwickelt sich eine Lage von Kapillaren.

Während der Degeneration der Allantois bildet sich nun eine ausgeprägte Nabelblasenplacenta. Diese ist im vaskularisierten Teil der Nabelblase so, daß sich das Ektoderm in lockerem Kontakt mit dem Epithel des Uterus befindet.

Im äquatorialen, nicht vaskularisierten Teil vereinigt sich das Chorion viel fester mit dem Uterus.

Die Aequatorialportion des Ektoderms verbindet sich mit der Uteruswand, wobei das Ektoderm die Uterusepithelien durchbricht und die unter diesem gelegenen mütterlichen Kapillaren umschließt. Das Ektoderm verwandelt sich in ein Syncytium und verschmilzt mit dem ebenfalls syncytial werdenden Entoderm; zwischen beiden Schichten treten Hohlräume auf, in denen gegen Ende der Tragzeit sich mütterliches Blut finden kann; neben solchen Sinus werden auch mütterliche Kapillaren von ektoderm-entodermalem Syncytium eingeschlossen.

An dem Gegenpole des Eies tritt keine nähere Verbindung zwischen Chorion und Uterus ein.

Ebenso wie bei Perameles bleiben auch bei Dasyurus die Fötalmembranen nach dem Wurf im Uterus.

Die Verbindung der Fruchtblase mit der Uteruswand ist also hier in den verschiedenen Zonen der Oberfläche nicht gleichmäßig. Hill nimmt hiernach auch physiologisch ungleichartige Teile an; in dem einen Teil der Nabelblasenplacenta soll wesentlich ein Gasaustausch zwischen mütterlichen und fötalen Gefäßen stattfinden, in dem zweiten anderweites Nährmaterial aus der Uteruswand in den Hohlraum der Nabelblase übergeführt werden. Da auch von Syncytium überbrückte Drüsen vorhanden sind, werden auch diese eine Rolle spielen.

2. Semiplacenta diffusa.

Eine trotz mancher Verschiedenheiten im einzelnen doch für die Hauptpunkte sehr weitgehende Uebereinstimmung in den Beziehungen des Chorion zur Uteruswand finden wir in der bei Cetaceen, Suiden, Equiden, Cameliden, bei Manis, bei Tapir und Hippopotamus, sowie bei den Lemuriden vorkommenden diffusen Halbplacenta.

Bei allen diesen Formen ist der Zusammenhang zwischen Chorion und der Innenfläche des Uterus so locker, daß inter partum das Chorion aus den vorhandenen Vertiefungen herausgezogen werden kann, ohne daß dabei Defekte in der Uteruswand gesetzt werden.

Beim Uterus des Schweines, der als bequemes und leicht zugängiges Untersuchungsobjekt auch schon von den älteren Autoren (v. Bär, Eschricht u. a.) benutzt wurde, tritt eine einigermaßen ausgiebigere Verbindung zwischen Uterus und Chorion erst bei ziemlich beträchtlicher Größe der Embryonen ein.

In einem mir vorliegenden Uterus gravidus der Wildsau, dessen Embryonen eine Länge von etwa 10 cm besitzen, zeigt die Chorionoberfläche kaum kleine Rauhigkeiten. Bei einem Schweinsuterus mit Embryonen von 15 cm Länge finde ich die Chorionoberfläche in ziemlich regelmäßige Falten gelegt und außerdem besetzt mit kleinen, kurzen Zöttchen, die zum Teil wie in Reihen gestellt sind. In gewissen Abständen zeigt die Chorionoberfläche kleine runde Felder (Fig. 151), Stellen, welche gegenüber

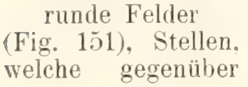




Fig. 151. Chorion vom Schwein; Ansicht von außen; Chorionblasen.

von Mündungen der Uterindrüsen gelegen sind und das von letzteren auch während der Gravidität gelieferte Sekret aufnehmen, ein Vorkommen, das man bei der diffusen Halbplacenta mehrfach beobachtet.

Die Zöttchen umgeben dabei einen nach der Chorionoberfläche offenen kleinen Sack, die Chorionblase, welche das Sekret der Drüsen aufnimmt. Erhärtet man den Uterus ohne Eröffnung der Fruchtkammer und nimmt nach der Erhärtung ein Uteruswand und Embryonalhüllen enthaltendes Fenster aus diesen Organen heraus, so erhalten sich an solchen Präparaten die Chorionblasen sehr gut in situ. Man erkennt sie (Fig. 152) als verschieden große und unregelmäßig angeordnete Höckerchen an der Innenfläche des Chorionsackes.

TURNER's und TAFANI's Abbildungen injizierter Uteri oder Embryonalhüllen zeigen, daß an beiden die Gefäße in eigentümlicher Weise zu den Areae angeordnet sind.



Fig. 152. Uterus gravidus vom Schwein. Chorion von innen mit Chorionblasen. Vergr. 2 : 1.

Den Falten des Chorion und seinen Zotten entsprechend besitzt der Uterus in seiner Wand rinnenförmig gestaltete Vertiefungen und kleine Gruben.

Wie Schnittpräparate lehren, deckt die Uterusschleimhaut in allen diesen Teilen ein wohl erhaltenes Epithel. Dasjenige des Chorion ist, wie ich an meinen Schnittpräparaten sehe, auf den Spitzen der Zotten niedriger als auf der eigentlichen Chorionoberfläche, auf der es zu hohen prismatischen Zellen mit teilweise auffallend hellem Protoplasma ausgewachsen erscheint.

Viel mehr differenziert als die Halbplacenta des Schweines erscheinen die diffusen Halbplacenten der Lemuriden.

Wir besitzen von den madagassischen Arten dieser neben älteren Untersuchungen von MILNE EDWARDS vor allem solche von TURNER;

ich selbst habe eine Anzahl trächtiger Uteri madagassischer Formen aus der Völtzkow'schen Sammlung untersuchen können, und Hubrecht beschreibt eine große Anzahl Uteri von dem javanischen Lemuriden Nycticebus.

Im allgemeinen stimmen alle diese überein, im einzelnen lassen sie aber doch auch wieder mannigfache Abweichungen untereinander, besonders in der Form der Zotten, erkennen.

Wie beim Schwein stecken die Zotten, welche den Chorionsack entweder vollkommen oder in größter Ausdehnung überkleiden, in entsprechend geformten Gruben der Uterusschleimhaut. Bei Galago agisymbanus entstehen sie früh als Höckerchen auf der Außenseite des Chorion. Ich finde sie bereits bei Embryonen von 1 cm Länge wohl entwickelt. Noch in mittlerer Graviditätszeit bestehen sie bei Galago ebenfalls nur in kleinen kurzen Fortsätzen, mit denen das Chorion dicht besetzt ist (Fig. 153). In späterer Zeit sind sie zu kleinen Büscheln verbunden.



Fig. 153. Embryo von Galago agisymbanus mit zugehörigem Chorionsack. Nat. Gr.

Die Uteruswand zeigt auch hier im Schnitt entsprechend geformte kleine Gruben (Fig. 154), zwischen denen die Drüsen an kleinen, von einem Schleimhautwall umgebenen rundlichen Stellen, den Turner'schen Feldern, münden. Diesen gegenüber liegen, wie bei den Eschricht'schen Areae des Schweines, Chorionblasen, die eine ziemlich beträchtliche Größe erreichen können und in ihrem Innern mit kleinen sekundären Zöttchen besetzt sind. Die Chorionblasen sind gefüllt mit amorphen Massen, die als Sekret der unter den Blasen mündenden Uterindrüsen anzusehen sind, außerdem auch zahlreiche Leukocyten enthalten.

Der Rand der Blase ist in sehr regelmäßiger Weise in den Wall des Turner'schen Feldes eingesetzt (Fig. 155).

In den Zottengruben der Uteruswand ist das Epithel nicht nur erhalten, sondern auch sehr innig, aber als solches wohl unterscheidbar mit dem Chorionepithel verbunden. Zwischen beiden Epithelreihen kann sich ein färbbarer Streifen finden, der wohl kaum anders denn als durch ein Sekret bedingt aufgefaßt werden darf, welches vom Uterusepithel geliefert und von dem Chorionepithel aufgenommen wird.

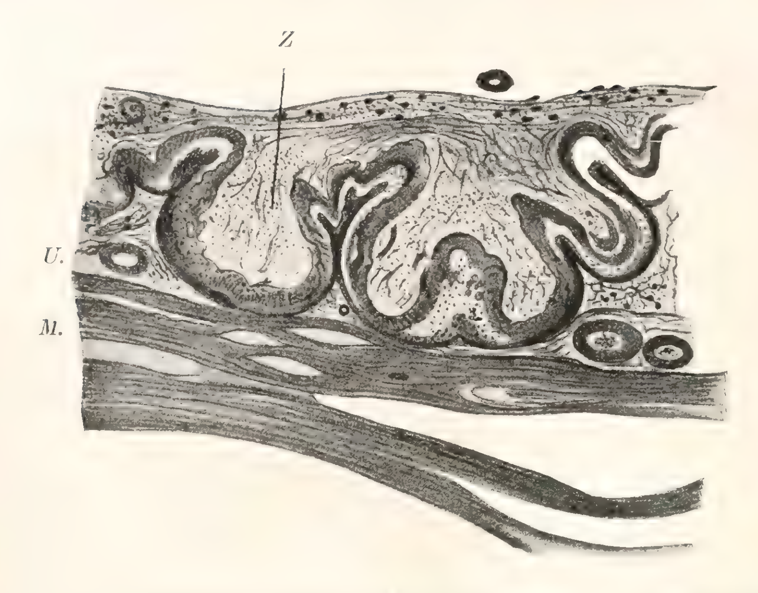


Fig. 154. Semiplacenta diffusa von Galago agisymbanus. Senkrechter Durchschnitt. *Z.* Chorionzotte. *U.* Uterusschleimhaut. *M.* Muscularis uteri.

Die Zotten zeigen bei Galago noch eine besondere Differenzierung, indem auf ihrer Spitze sich eine Grube, ein Zottentrichter, einsenkt, der ein an Chromsäurepräparaten auffällig grün gefärbtes Sekret enthält.

Dem Angeführten ist noch eine Erscheinung anzureihen, welche ich im Uterus von Galago beobachtete und die ebenfalls den Nährapparaten für den Fötus zuzurechnen ist.

In dem Bindegewebe der Schleimhaut des graviden Uterus findet man mehr oder minder reichlich und in bekannten Formen extravasiertes Blut vor. Kleinere und größere gelbbraune Schollen liegen zwischen den Bindegewebsbündeln, vielfach in unmittelbarer Nachbarschaft der Drüsentubuli. Die gleichen gelben Körner, wie im Bindegewebe, nur regelmäßiger und feiner gekörnelt, sah ich dann auch in den Epithelien der Drüsen, und Anwendung von Eisenreaktion ergab die Bildung von Berlinerblau sowohl in den freien Extravasaten wie in den Körnern der Uterindrüsen. Ich glaube, diesen Befund so erklären zu müssen, daß die extravasierten Blut-

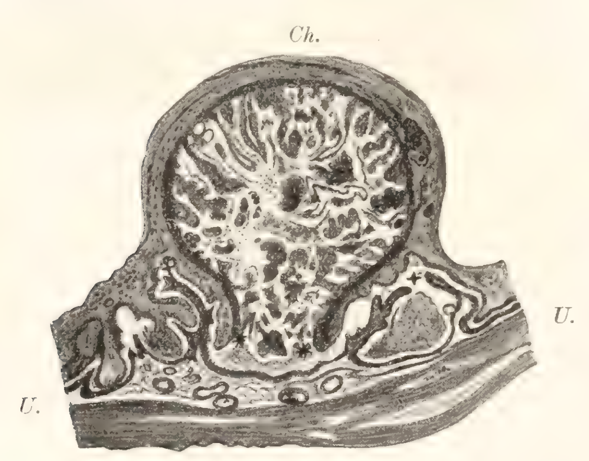


Fig. 155. Chorionblase von Galago. Senkrechter Durchschnitt. Nach Präparat, aber etwas schematisiert. *Ch.* Chorionblase. *U.* Uterus. †† Rand des Turnerschen Feldes. ** Rand der Chorionblase.

reste in die Drüsenepithelien hineingelangen und von diesen zu Gunsten des Fötus verarbeitet werden. Es ist hier ein Vorgang in die Uterindrüsen verlegt, den, wie weiter unten gezeigt wird, in vielen anderen Placenten die Zellen des Chorionektoderms übernehmen.

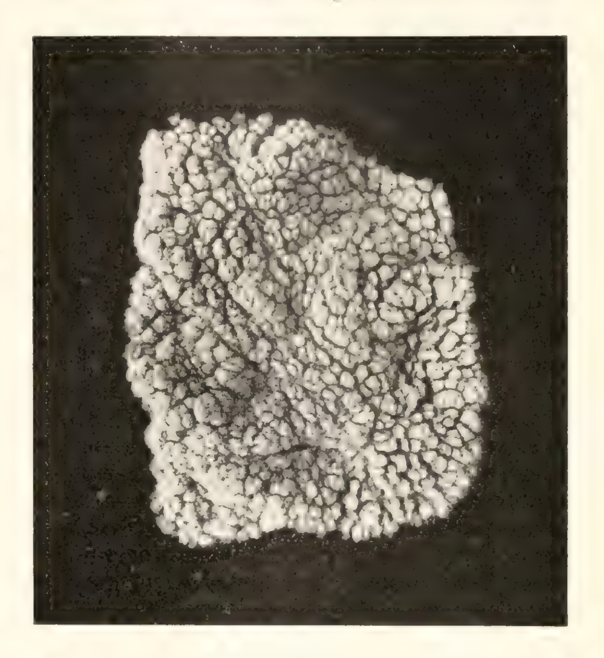


Fig. 156. Amniogenes Chorion der Eselstute kurz vor dem Wurf. Außenfläche mit den Zottenbüscheln. Vergr. 2 : 1.

Bei Pferd und Esel, welche ebenfalls eine diffuse Halbplacenta besitzen, ist in einer Richtung eine kleine weitere Differenzierung eingetreten. Bei den reifen Embryonalhüllen stellen die Zotten noch stärker gegliederte Büschel dar, die, auf einem gemeinsamen Stiel sitzend, Zottengruben bilden, welche die Oberfläche des Chorion dicht besetzt halten (Fig. 156). Sie stecken in entsprechend geformten Gruben, aus welchen sie bei dem frischen Präparat leicht herausgezogen werden können. An Flächenschnitten durch Uteruswand und Zotten (Fig. 157) bekommt man ein Balkenwerk von Uterusschleimhaut zu sehen, in dessen Lücken die Querschnitte der einzelnen Fäden des Zottenbüschels liegen. Starke Vergrößerungen lehren, daß das Uterusepithel bis zum Ende der Gravidität erhalten ist und dem des Chorion in den Gruben Fläche an Fläche anliegt.

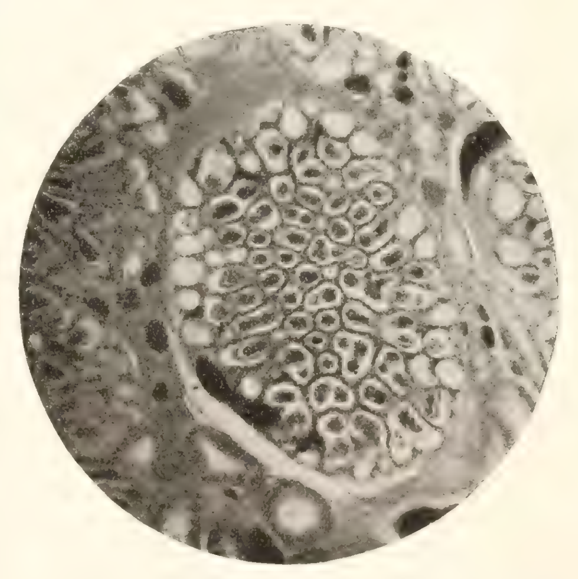


Fig. 157. Semiplacenta diffusa. Eselstute, dicht vor dem Wurf. Flächenschnittt durch das von der Uterusschleimhaut gebildete Netzwerk und die in dieses eingelagerten Zotten des Chorion.

Auf der Höhe der größeren Leisten, welche zwischen den einzelnen ganzen Zottenbüscheln liegen, sind Zwischenräume zwischen Uterus-

wand und Chorion vorhanden; in diesen finde ich auf Schnittpräparaten durch Uteruswand und Chorion der Eselstute an einzelnen Stellen kleine Extravasate mütterlichen Blutes vor und sehe, daß in den Chorionepithelien Zerfallsprodukte der roten Blutkörperchen gelegen sind, daß diese also hier direkt resorbiert werden, eine Erscheinung, welche an anderen Placenten in weitaus größerem Maßstabe zu beobachten ist.

Für Lagenorhynchus acutus beschreiben Guldberg und Nansen die Entwickelung der Zotten so, daß dieselben in einem gürtelförmig gestalteten Bezirk der Chorionoberfläche zuerst auftreten, sich aber später diffus auf der ganzen Fläche ausbreiten; also ein umgekehrter Entwickelungsgang als der, welchen Turner (s. unten) für Halicore Dugong nachgewiesen hat.

Vergleicht man die verschiedenen Formen der diffusen Halbplacenten miteinander, so ergiebt sich, daß der im Verhältnis zu den Vollplacenten anscheinend einfachere Bau doch beträchtliche Specialisierung in denjenigen Teilen zeigt, welche für die Ernährung des Fötus bestimmt sind. Wir müssen für die Lemuriden, von denen einzelne nach dieser Richtung weit entwickelt sind, annehmen, daß einmal Ernährungsmaterial als Sekret des Uterusepithels zur Zottenoberfläche geleitet wird; daß ferner in besonderer Weise die Zottentrichter für die Ernährung sorgen, daß Drüsensekret von der Chorionblase aufgenommen wird und daß diesem Drüsensekret in den Drüsenkanälen selbst die Zerfallsprodukte mütterlicher roter Blutkörper sich beimischen.

Daß Blutkörper auch direkt vom Chorionepithel aufgenommen werden können, zeigen die Präparate vom Chorion der Eselstute.

Außerdem ist bei allen diesen Uteris noch ein Uebergang von Nährmaterial aus den Gefäßen der Uteruswand zu denen der Placenta anzunehmen.

3. Semiplacenta multiplex.

Während einige Wiederkäuer, wie oben erwähnt, eine Semiplacenta diffusa entwickeln, sehen wir bei der Mehrzahl derselben das Chorion derart mit der Uteruswand in Konnex treten, daß sich an einzelnen Abschnitten der Chorionoberfläche Zotten in beträchtlicher Größe und Länge ausbilden, die in engere Verbindung mit besonders gebauten Stellen der Uteruswand, den Karunkeln, treten. Neben diesen längeren Zotten können zeitweilig kürzere auf der freien Chorionoberfläche zwischen den eigentlichen Zottenfeldern vorkommen. Wenn nun auch die Zotten im Zottenfeld einen höheren Grad der Ausbildung erreichen, als der ist, welchen wir in der Semiplacenta diffusa finden, so ist ihr Zusammenhang mit der Uteruswand doch aber immer noch so locker, daß sie im ganzen aus den Gruben herausgezogen werden können, in denen sie stecken. Dies geschieht, wie die Autoren annehmen, auch inter partum; alsdann sollen allerdings die Gruben einen Teil ihres Epithels mit abstoßen.

Die Entwickelung der Zottenfelder ist bei den Wiederkäuern unzweifelhaft abhängig von dem Verhalten der Uteruswand. Denn in dieser sind vor Entwickelung der Zotten die Karunkeln als kleine runde Felder vorhanden, welche sich durch ihren Bau von den anliegenden Teilen auch im nicht graviden Uterus unterscheiden und denen gegenüber die Entwickelung der Zotten einsetzt, wenn sich das Ei im Cavum uteri entwickelt.

Die Terminologie für die eben besprochenen Gebilde geht in der Litteratur etwas auseinander. Es erscheint zweckmäßig, wenn man die Erhebung der Uteruswand als Karunkel bezeichnet, wie es viele der Autoren thun; die Stelle, an welcher sich gegenüber der Karunkel in einem Zottenfeld die Zotten entwickeln, ist der Kotyledo. Je eine Karunkel bildet mit ihrem zugehörigen Kotyledo ein Placentom (oder besser eigentlich ein Semiplacentom), die Summe der Placentome — mit etwa zwischen denselben liegenden freien Zotten — die Semiplacenta multiplex, die Summe der Karunkeln die Semiplacenta materna, die der Kotyledonen die Semiplacenta foetalis.

Die Karunkeln kommen in den Uteris der verschiedenen Wiederkäuer in wechselnder Zahl vor, von wenigen, wie beim Reh, bis zu über 100 beim Schaf.

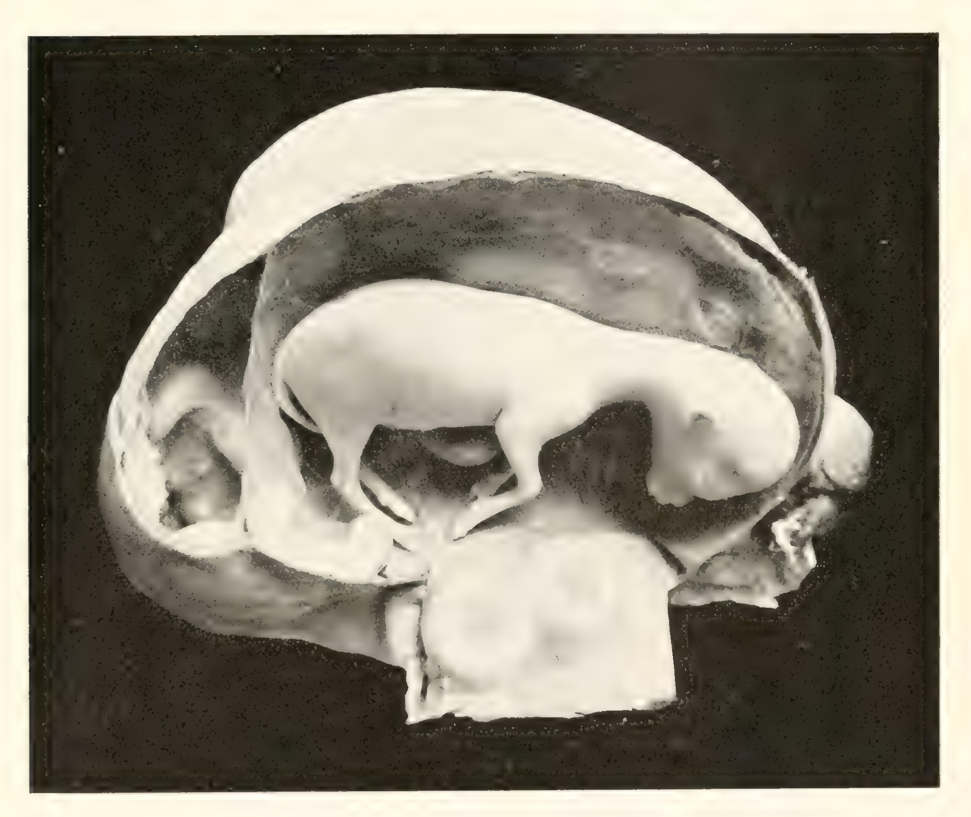


Fig. 158. Uterus gravidus vom Schaf, von der Seite eröffnet. Nat. Gr. 2 Placentome von der Innenfläche, eins im Durchschnitt

Sie stellen Verdickungen des Bindegewebes der Schleimhaut dar, die beim Schafuterus in manchen Fällen eine sehr eigentümliche, tief schwarze Pigmentierung besitzen. Nach den Untersuchungen von Bonnet, welche ich aus eigenen Erfahrungen bestätigen kann, handelt es sich dabei um die Ansammlung eines aus extravasiertem Blut hervorgegangenen Pigmentes, das in Gestalt feiner Körner, zum Teil

noch in Leukocyten eingeschlossen, zwischen den Bindegewebsbündeln liegt. Uterindrüsen fehlen den zottentragenden mittleren Abschnitten der Karunkeln, es können also auch die Zotten nicht in solche einwachsen.

Mit den Karunkeln verbindet sich, wie erwähnt, im graviden Uterus das Chorion. Bei Schafembryonen von etwa 20 mm Länge finde ich auf dem Chorion gegenüber den Karunkeln schon kleine Sprossen; diese wachsen und senken sich in Gestalt erst kurzer, dann



Fig. 159. Fruchtsack vom Schaf nach O. SCHULTZE. Stark verkleinert.

längerer fingerförmiger Fortsätze in die Uteruswand ein. Sie treiben jedenfalls anfänglich das Epithel vor sich her, welches sich mit dem weiteren Einwachsen der Zotten beträchtlich abplattet, nach FRÄNKEL aber weiterhin große Neigung zur Degeneration zeigt. Die Zotten sind mit einem Ueberzug von Chorionektoderm auf ihrer mesodermalen Gefäße führenden Grundlage versehen.

In situ fixierte gravide Uteri, an denen man Fensterschnitte anlegt, geben gute Bilder über das Verhalten der Placentome. Diese stellen beim Schaf zeitweilig runde Felder dar (Fig. 158) mit einer Grube in ihrer Mitte, von welcher aus die Zotten in das Innere der Karunkel dringen. Die Vertiefung reicht ziemlich beträchtlich in das

Innere des Placentoms hinein, wie der senkrechte Durchschnitt derselben zeigt.

Der aus dem Uterus entnommene Chorionsack zeigt die Verteilung der Kotyledonen auf der freien Fläche des Chorion (Fig. 159), wo sie büschelförmig angeordnet in Gruppen liegen. Daß sie in der



Fig. 160. Semiplacenta multiplex. Schaf. Senkrechter Durchschnitt durch ein Placentom. Die Chorionzotten wachsen eben in die Karunkel. *Ch.* Chorion. *U.* Uteruswand. Lupenvergrößerung.

That anfänglich wie einfache oder leicht verzweigte Zapfen in entsprechend geformten Gruben stecken, lehren Schnittpräparate aus der Zeit des Einwachsens, namentlich deutlich dann, wenn sich das fötale Gewebe ein wenig von dem mütterlichen zurückzieht (Fig. 160). Entfernt man die Zotten aus ihren Gruben, so bleibt ein sehr zierliches Leistensystem, die Septen, zwischen den Gruben zurück, wie ich solches mit einem Stück anhängenden Chorion von Schaf in Fig. 161 abbilde. Bei einer Karunkel aus einem tragenden Hirschuterus ist das Chorion mit seinen

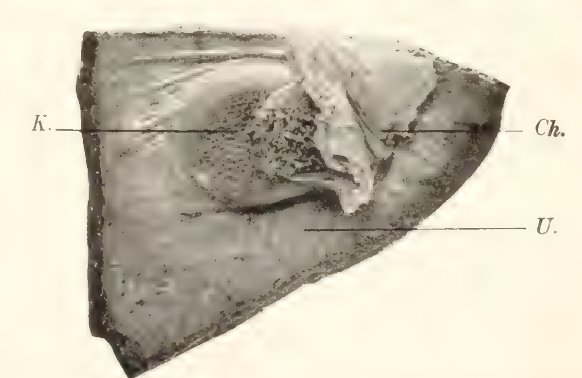


Fig. 161. Semiplacenta multiplex. Schaf. Chorionzotten halb aus einer Karunkel herausgezogen. *Ch.* Chorion. *U.* Uteruswand. *K.* Karunkel. Vergr. 2 : 1.

Zotten vollkommen entfernt (Fig. 162) und damit das vom Uterus gelieferte Gerüst des Placentoms freigelegt.

Der weitere Entwickelungsgang ist so, daß Karunkel und Zottenfeld gleichmäßig wachsen. In der Karunkel bildet sich ein reiches Kapillarnetz, das TURNER nach Injektionspräparaten vom Schaf zeichnet, und die Zotten fangen an, sich zu verzweigen, bei der Kuh in etwas anderer Form als beim Schaf. Dabei bleibt nach TURNER das Epithel in den Karunkeln erhalten und lagert sich an dieses die Zottenoberfläche an, während FRÄNKEL neuerdings angiebt, daß in älteren Karunkeln ein mütterliches Epithel nicht mehr vorhanden sei.



Fig. 162. Semiplacenta multiplex. Karunkel der Hirschkuh; die Chorionzotten sind aus ihren Gruben herausgezogen. Nat. Gr.

Beim Schaf sehe ich in vorgeschrittener Entwickelungszeit auf der freien Fläche der Karunkel zwischen ihr und dem Chorion in wechselnder Menge extravasiertes Blut, das in seinen Zerfallsprodukten sich auch in dem Epithel des Chorion nachweisen läßt. Auch neben den Karunkeln findet an einzelnen Stellen eine festere Verbindung zwischen Chorionoberfläche und Uteruswand statt.

Von der bei den Wiederkäuern besonders reichlich vorkommenden Uterinmilch berichtet BONNET, daß die morphologischen Bestandteile neben Fett, was bekannt war, aus Leukocyten in verschiedenen Stadien des Zerfalles und eigentümlichen krystalloiden Körpern bestehen, welche er als Uterinstäbchen bezeichnet, offenbar wohl Eiweißkrystalle. An Schnittpräparaten lassen sich die gleichen Elemente außer zwischen Chorion und Uterus auch in dem Ektoderm des Chorion neben den Placentomen nachweisen (Fig. 163); es kann also kaum Zweifel darüber herrschen, daß es sich um ein Nährmaterial handelt.

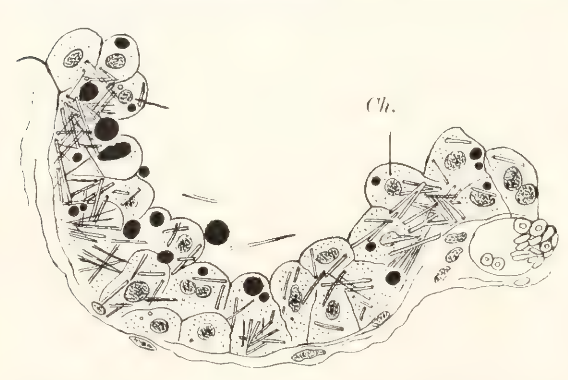


Fig. 163. Chorionepithel *Ch.* vom Schaf mit den geformten Elementen der Uterinmilch. Nach BONNET.

Es würde demnach hier die Ernährung des Fötus nicht allein durch Vermittelung der Placentome vor sich gehen, sondern eine solche auch anzunehmen sein für die neben diesen gelegene freie Chorionoberfläche; es ist das Chorion nicht lediglich Hülle, Schutzorgan für den Fötus, sondern hilft in ganzer Ausdehnung für die Ernährung sorgen.

Für die Giraffe und für Cervus mexicanus beschreibt TURNER das Vorkommen von Zotten auf den zwischen den Placentomen gelegenen, sonst zottenfreien Abschnitten der Chorionoberfläche.

Es schließen die Ernährungseinrichtungen für den Fötus bei den Wiederkäuern sehr eng an diejenigen an, welche in der Semiplacenta diffusa gegeben sind: Ernährungswege für Drüsensekrete und für Zerfallsprodukte mütterlicher Zellen, die von der Innenseite der Uteruswand zur zottenfreien Oberfläche des Chorion gehen; ebensolche im Placentom von den Blutgefäßen der Mutter zu denen des Fötus und endlich Extravasierung mütterlichen Blutes und Aufnahme und Verarbeitung desselben durch das Chorionektoderm.

4. Semiplacenta zonaria.

TURNER hat vor einer Reihe von Jahren einen Uterus gravidus von Halicore Dugong zu untersuchen Gelegenheit gehabt, der sich in einer ziemlich vorgeschrittenen Graviditätszeit befand und einen Fötus von 163 cm Länge enthielt.

TURNER fand an seinem Objekt eine gürtelförmige Placenta, welche aber nicht auf der Mitte, sondern in der Nähe des einen Poles des sonst glatten Chorionsackes saß. Die Zotten waren zumeist kurz und steckten in entsprechenden Gruben der Uterinschleimhaut, nur locker in diese eingebettet. Neben solchen kamen in geringerer Anzahl auch lange Zotten vor, welche fester in die Uteruswand eingepflanzt waren.

Vor TURNER hatte HARTING einen jugendlicheren Fruchtsack des Dugong ohne Uterus beschrieben, der einen Fötus von 27,8 cm Länge enthielt und an seiner Oberfläche in größter Ausdehnung mit kleinen Zotten besetzt war. HARTING hatte hiernach die Placenta für diffus erklärt.

Nach der Ansicht von TURNER, welche durchaus begründet erscheint, ist der von HARTING beschriebene Entwickelungszustand nur ein Durchgangsstadium für den von TURNER beobachteten endgiltigen.

Für diesen läßt TURNER die Möglichkeit offen, daß die zwei von ihm beobachteten Formen der Zotten eine Mischform der Placenta zwischen Deciduat und Indeciduat bedingten.

Er neigt aber mehr der Ansicht zu, daß die Placenta den indeciduaten Formen zuzurechnen sei. Wir schließen uns bis zur Belehrung eines besseren der Ansicht von TURNER an und würden dieselbe nach unserer Terminologie somit als Semiplacenta bezeichnen und sie als Semiplacenta zonaria den anderen oben beschriebenen Formen anreihen.

B. Die Vollplacenta.

1. Placenta zonaria.

Gürtelförmige Placenten kommen in erster Linie bei den Carnivoren vor; sie sind ferner beobachtet bei Pinnipediern, bei Hyrax capensis und beim Elefanten, bei welch letzterem aber außer dem Gürtel Zottenbüschel nach Art von Kotyledonen und besondere Zottenfelder an den Polen des Chorionsackes vorhanden sind (Placenta zonaria composita).

Am Uterus gravidus vieler Raubtiere kann man in mittlerer Graviditätszeit über dem freien Chorion leicht die Uteruswand abheben, ohne daß man das Chorion verletzt; über der Placenta zerreißt man die schmalen Septen, welche den in die Placenta aufgegangenen Teil des Uterus mit dem subplacentalen verbinden; man bekommt auf diesem Wege bequem und leicht eine Uebersicht über die Anordnung einer Placenta zonaria.

Eine solche umhüllt zumeist — wenigstens bei vorgeschrittener Entwickelung — als ein im Verhältnis zur Gesamtoberfläche des Chorion nicht eben breiter Ring den mittleren Abschnitt des Chorionsackes (Fig. 164); bei manchen Raubtieren, z. B. bei der Katze, ist in den früheren Stadien der Entwickelung die Placenta im Verhältnis zu den zottenfreien Polen des Chorion relativ breit.

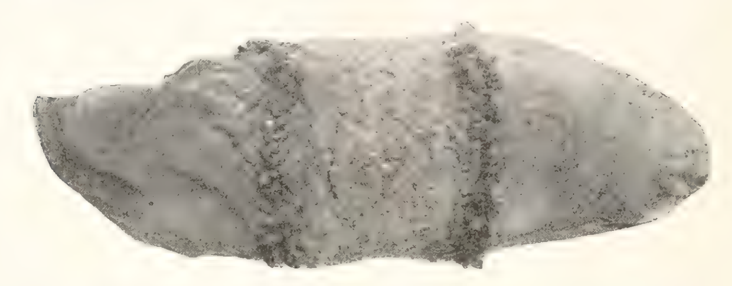


Fig. 164. Chorionsack mit Placenta zonaria von außen. Füchsin. Nat. Gr.

Die gürtelförmigen Placenten sind in einzelnen Fällen flach, können in anderen eine beträchtliche Dicke erreichen; sie wölben sich dann in das Innere des Fruchtsackes hinein vor, die Ränder können dabei von Chorionfalten in beträchtlicher Ausdehnung unterminiert sein.

Während der Anlage aller bisher genauer untersuchten Raubtierplacenten kommt es innerhalb derselben zu mehr oder minder beträchtlichen Blutungen aus arrodierten mütterlichen Gefäßen, Blutungen, welche bei der Konstanz ihres Vorkommens als physiologische Erscheinungen anzusehen sind.

In der Placenta der Hündin finden sich diese Extravasate von der zweiten Hälfte der Gravidität an regelmäßig als zwei breite, randständige Zonen am Placentargürtel vor, während ebensolche in Gestalt kleinerer oder größerer Inseln inmitten der Placenta in wechselnder Zahl und Größe vorhanden sein können; in vielen Placenten vermißt man die Inseln ganz, bei einzelnen findet man kleine, oberflächliche Blutergüsse, bei wieder anderen größere Felder, die durch die ganze Dicke der Placenta reichen können. Speciell bei der Hündin ist das Extravasat charakterisiert durch das Auftreten eines dunkelgrünen Farbstoffes, der sich unter Zerfall von Erythroblasten bildet und so reichlich vorhanden ist, daß das ganze Extravasat makroskopisch dunkelgrün gefärbt erscheint.

Die gürtelförmigen Placenten der verschiedenen Raubtierordnungen zeigen in ihrem feineren Aufbau bei aller Uebereinstimmung im ganzen doch so viel Unterschiede im einzelnen, daß man dieselben wohl unterscheiden kann.

Bei der Besprechung des Baues derselben gehen wir zweckmäßig von der Betrachtung der reifen Placenta der Hündin aus, schließen an

diese eine Darstellung des Entwickelungsganges und vergleichen dann mit derselben andere bisher untersuchte gürtelförmige Placenten.

Von einem Uterus gravidus aus dem Beginn des letzten Drittels der Tragzeit, welche bei der Hündin rund 9 Wochen dauert, habe ich eine der in Formol erhärteten Fruchtkammern durch einen Horizontalschnitt so eröffnet, daß dabei der in seinem Amnion liegende und von der Innenlamelle der Allantois bedeckte Embryo intakt blieb. Der große, leere Binnenraum (Fig. 165) ist der sehr umfangreiche Hohlraum der Allantois. An zwei Stellen zeigt das Präparat die Durchschnitte der gürtelförmigen Placenta, die Nabelblase ist nicht sichtbar. Der Querschnitt der Placenta läßt trotz der geringen Größe der Figur 2 Lagen gut unterscheiden: Eine, zunächst am Embryo, ist dichter gefügt, und an ihre Seitenränder schließt je ein Durchschnitt des grünen Saumes an. Es ist das von Duval so genannte Placentarlabyrinth. Unter diesem liegt eine durch weite Lücken charakterisierte, die wir als die spongiöse bezeichnen. Eine dritte noch vorhandene Lage, die tiefe Drüsenschicht, ist so schmal, daß sie bei der schwachen Vergrößerung nicht besonders sichtbar wird. Auch am Querschnitt durch den Placentargürtel treten die Beziehungen aller Teile der Embryonalhüllen hervor. Ein solcher kann zeigen (Fig. 167a) den in das Amnion eingelagerten Fötus, die Allantois, mit ihrem weiten Hohlraum, die gefaltete Nabelblase und den Durchschnitt durch den Placentargürtel mit Labyrinth und spongiöser Schicht.

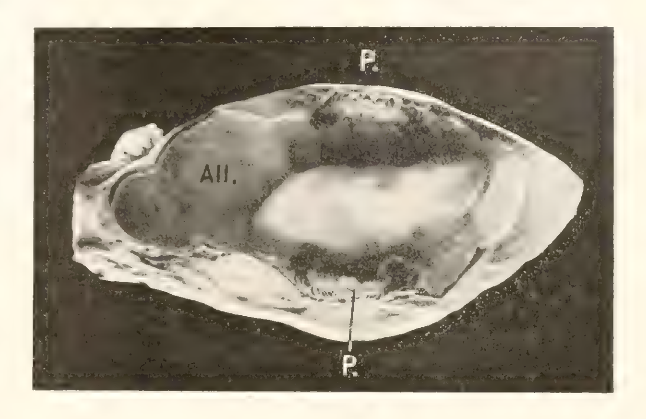


Fig. 165. Uterus gravidus der Hündin, etwa 7. Woche. Durch einen Flächenschnitt eröffnet. Foetus im geschlossenen Amnion. *P.P.* Placentardurchschnitte. *All.* Allantoishohlraum. Beträchtlich verkleinert.

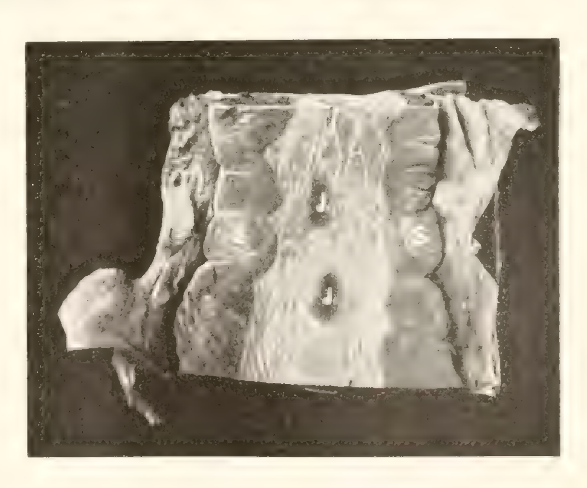


Fig. 166. Placenta zonaria der Hündin. Ein Stück aus dem Placentargürtel. *S* grüner Saum. *J.J.* grüne Inseln. Nat. Gr.

Das Bild eines Stückes der Placenta einer an-

deren Hündin aus der Zeit dicht vor dem Wurf gebe ich in Fig. 166 wieder. Dieselbe zeigt die Oberfläche der Placenta mit den im Verhältnis zum Placentarlabyrinth breiten, grünen Randsäumen, außer diesen auch die bereits erwähnten grünen Inseln.

Löst man bei einem solchen Stück die Placenta von dem unterliegenden Teil der Uteruswand in den Septen der spongiösen Schicht, in der auch die Trennung inter partum erfolgt, ab, so läßt die untere Placentarfläche (Fig. 167) dann eigentümliche Felder erkennen; es sind erweiterte Drüsenräume, eben diejenigen, welche die spongiöse Schicht bilden. Außerdem sieht man von unten her in einen schmalen, dunklen, unregelmäßigen Spalt am Seitenrande; es ist die von unten her eröffnete Duplikatur des Chorion, welche die grünen Extravasatmassen enthält.

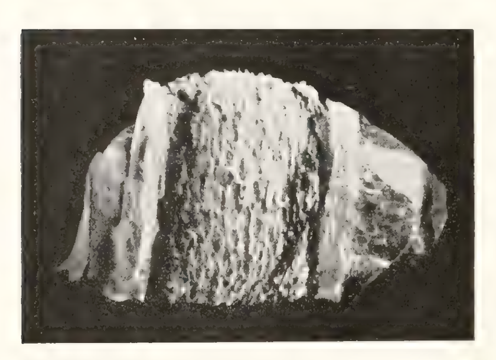


Fig. 167. Placenta zonaria der Hündin, in der spongiösen Schicht von der Uteruswand losgelöst, von der Ablösungsfläche gesehen. Nat. Gr.

Den Aufbau der Placenta im einzelnen lehren nur Schnittpräparate. Diese ergeben, daß das Placentarlabyrinth besteht aus einem Teil der fötalen Zotten und einer zwischen diese eingelagerten, mütterlichen Grundmasse, welche die Ausbreitung eines eigenartig gebauten Abschnittes des mütterlichen Gefäßsystemes enthält.

Schon bei schwächerer Vergrößerung treten die Bindegewebskerne der Zotten als ein eigentümliches helles Liniensystem hervor (Fig. 168). Dieser Abschnitt der Zotte enthält die Ausbreitung der fötalen Gefäße. In den dunklen Balken liegen central die in dem Labyrinth enthaltenen mütterlichen Bluträume, welche, wie stärkere Vergrößerungen lehren, hier eine eigene, deutliche Endothelwand besitzen.



Fig. 167a. Uterus gravidus der Hündin aus dem letzten Drittel der Gravidität. Querschnitt durch den Placentargürtel. Der Embryo ist nicht durchschnitten, sondern liegt in dem etwas gefalteten Amnion. An seiner ventralen Seite der Querschnitt der Nabelblase. Nat. Gr.

Zwischen den beiden Gefäßlagen ist eine trennende Schicht von leicht tingierbaren Zellen vorhanden, welche nach meiner Auffassung aus Chorionektoderm und aus Abkömmlingen des Uterusepithels sich zusammensetzt.

Diese Annahme ist allerdings nicht unbestritten; ihr steht eine andere von Duval entgegen, nach welcher die Scheidewand zwischen mütterlichen und fötalen Gefäßen eine rein ektodermale sei. Wir kommen bei Besprechung des Entwickelungsganges der Hundeplacenta hierauf zurück.

Die Zotten des Labyrinthes sind im Gegensatz zu den finger- oder büschelförmig gestalteten der Halbplacenten zumeist blattförmig gebaut, die hellen Streifen der Schnittpräparate sind die Durchschnitte der Blätter.

Die spongiöse Schicht besteht in ihren mütterlichen Teilen aus erweiterten Abschnitten von Uterindrüsen, die zu großen, unregelmäßig gestalteten Räumen ausgewachsen sind, welche nur durch schmale Septen voneinander geschieden werden.

In die Drüsenräume hängen die sehr stark stempelförmig verbreiterten Spitzen von Zotten hinein, welche von Lüsebrink als die primären Zotten der Hundeplacenta bezeichnet sind.

Die Körper derselben stecken in dem Placentarlabyrinth. Ihre Spitzen füllen die erweiterten Drüsenräume an den Schnitten nicht ganz, aber zum größten Teile aus; es wäre möglich, daß ihre Ektodermlage intra vitam dem Drüsenepithel dichter anläge.



Fig. 168. Placenta zonaria der Hündin. Senkrechter Durchschnitt des Placentarlabyrinthes und der spongiösen Schicht.

Das Epithel, welches die Drüsenräume auskleidet, ist sehr hoch und cylindrisch und zeigt in den Zellkörpern eine sehr auffällige Fettentwickelung. An Osmiumpräparaten erscheinen die Zellen durchsetzt mit kleinen, vielfach ganz regelmäßig in Reihen gestellten, geschwärzten Fettkügelchen; und wenn man das Fett extrahiert, so bildet der zurückbleibende Protoplasmakörper ein sehr gleichmäßiges Netzwerk.

In der Lichtung der Drüse liegt an Schnittpräparaten geronnenes Sekret als feinkörnige amorphe Masse, in der man ebenfalls Fett nachweisen kann. Wenn man weiß, daß post partum ein Teil der Epithelzellen sich seines Fettes entledigt und in fettfreie Form sich umwandelt, so muß man wohl annehmen, daß es sich bei der Fettbildung hier um eine Sekretions- und nicht etwa um Degenerationserscheinung handelt.

Zudem sieht man im Epithel der frei in die Drüsenräume hineinragenden stempelförmigen Spitzen der primären Zotten, das aus hohen, prismatischen Zellen besteht, nicht selten grobe Körner und Fett: es ist das Nährmaterial, das von den Zotten aufgenommen ist.

Die spongiösen Räume sind erweiterte mittlere Drüsenabschnitte; unter denselben liegen die letzten blinden Enden der Uterindrüsen in einer weniger veränderten Uterusschleimhaut. Sie bilden in ihrer

Gesamtheit eine tiefe Drüsenschicht und spielen ihre Rolle bei der Regeneration der Uterusschleimhaut post partum.

Das wären die Bilder, welche man von der ihrer Reife nahen Placenta der Hündin erhält. Die Autoren, welche sich mit der Untersuchung derselben beschäftigt haben, sind wohl über die Bilder selbst, nicht aber über deren Deutung einig.

In erster Linie ist es die Frage, wie weit das Uterusepithel bei dem Aufbau der Placenta mitwirkt, welche zur Diskussion steht.

Die Entscheidung derselben ist abhängig von der Deutung, die man den Bildern giebt, welche die Placenta während ihres Entwickelungsganges zeigt.

Für das Verständnis dieses ist es nötig, in der Darstellung zurückzugreifen auf die Zeit vor dem Eintritt der Gravidität und namentlich die eigenartigen Umwandlungen zu erörtern, welche der Uterus der Raubtiere während der Brunst durchmacht. Ich möchte diese, statt an der Hand von Präparaten des Hundeuterus, lieber nach solchen besprechen, die ich gelegentlich vom Uterus von Füchsinnen gewonnen habe; dieselben zeigen im Prinzip den gleichen Bau, wie die der Hündinnen, sind aber in der Beurteilung insofern einfacher, als bei der Füchsin die Brunst nur einmal im Jahr, Ende Januar oder Anfang Februar, eintritt und man je nach der Jahreszeit weiß, in welchem Zustand der Entwickelung sich der Uterus befinden wird.



Fig. 169. Uterus der Füchsin. Einige Zeit post partum. Querschnitt.

Der Querschnitt des Uterus von Hund und Fuchs, der außer der Brunstzeit nur spärliche lange Uterindrüsen aufweist (Fig. 169), zeigt während der Brunst zugleich bei beträchtlicher allgemeiner Verdickung neben einer Wucherung der langen Uterindrüsen einen eigentümlichen Besatz von kleinen Epithelschläuchen an der Innenfläche (Fig. 170), die Sharpey-Bischoff-schen Krypten.



Fig. 170. Uterus der Füchsin; Brunstzeit. Querschnitt. Die Innenfläche der Schleimhaut ist mit den Sharpey-Bischoff'schen Krypten besetzt.

Die Diskussion, welche über ihr Vorkommen oder Fehlen in der älteren Litteratur spielt, rührt daher, daß die Autoren verschiedene Stadien der Entwickelung der Krypten vor sich gehabt haben.

Durch Untersuchung des Uterus der Füchsin konnte ich schließlich zeigen, daß die Entwickelung der Krypten mit der Brunst zusammenhängt und daß durch dieselben ein dickes Epithellager geschaffen wird, an das sich das Ei. anlagert.

Während das geschieht, bildet sich die Uterusschleimhaut in auffälliger Weise um. Die Krypten schließen sich gegen die Oberfläche des Uterus, und ihre Epithelzellen verwandeln sich in unregelmäßige Protoplasmamassen mit eingestreuten zahlreichen Kernen, in ein Syncytium.

Die langen Uterindrüsen bleiben offen und erweitern sich in ihren oberen und mittleren Abschnitten sehr beträchtlich.

Gleichzeitig fängt das Chorion an, auf seiner Oberfläche Zotten zu treiben, die je nach der Stelle, an welcher sie die Uteruswand treffen, in verschiedener Weise weiterwachsen. Lüsebrink, der diese Verhältnisse einer genaueren Untersuchung unterzogen hat, unterscheidet deren drei Formen.

Einmal primäre, welche als größere Zapfen in das Innere der weit offenen Mündungen der langen Uterindrüsen hineinwachsen; dann sekundäre, kleine, anfangs kurze, fingerförmige, solide Ektodermfortsätze, welche sich in Abständen zwischen den Mündungen der langen Uterindrüsen gegen die verschlossenen Krypten vorschieben; endlich tertiäre, kleine, feine Ektodermnetze, welche wieder zwischen den sekundären in die Tiefe dringen und einen wesentlichen Anteil an dem Aufbau des späteren Placentarlabyrinthes nehmen.

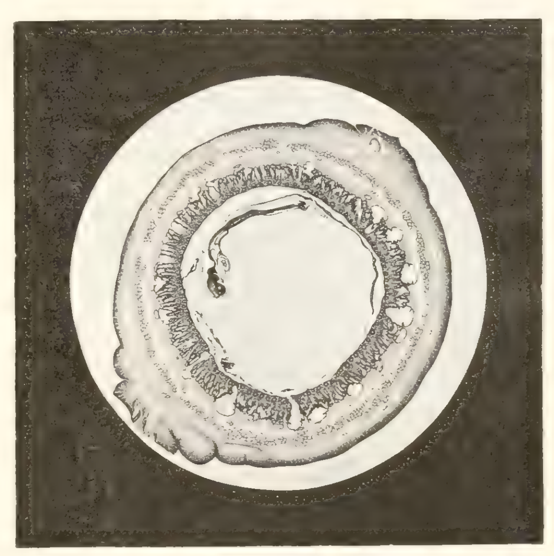


Fig. 171. Uterus gravidus, Hündin. Schnittpräparat. Ende der 3. Woche. Embryo annähernd im Längsschnitt.

Bereits mit der Lupe kann man am Querschnitt des Uterus aus dieser Zeit die in der Erweiterung begriffenen oberen Enden der langen Uterindrüsen von deren klein bleibenden unteren blinden Enden, der späteren tiefen Drüsenschicht, unterscheiden (Fig. 171). Zwischen den langen Drüsen liegt die Anlage des Placentarlabyrinthes.

Die primären Zotten wachsen rasch innerhalb der Drüsen so weit in die Tiefe, daß sie die zu der spongiösen Schicht sich erweiternden mittleren Abschnitte dieser erreichen.

In diesen verbreitern sie sich dann stempelförmig, wie wir das oben für die entwickelte Placenta beschrieben.

Auch die sekundären und tertiären, deren Ektoderm ebenso wie das der primären bald von der Allantois vaskularisiert wird, wachsen rasch in die Tiefe. Sie schieben sich dabei in das von den veränderten Krypten gebildete Epithel ein; von diesem geht ein Teil während des

Einwachsens der Zotten zu Grunde und wird in seinen Zerfallsprodukten vielleicht als Nährmaterial für den Fötus verbraucht. Ein anderer bleibt erhalten, giebt einen syncytialen Ueberzug für die Zotten ab, der sich schließlich mit dem Ektoderm zu einer gemeinsamen Schicht vereinigt und dann mit ihm die trennende Lage zwischen den im embryonalen Bindegewebe liegenden fötalen Gefäßen und den mütterlichen liefert, welch letztere während des Einwachsens der Zotten ein dichtes Netzwerk erweiterter Kapillaren im Bindegewebe der verdickten Uterusschleimhaut herstellen.

Das ist die Deutung, die ich meinen eigenen und den Präparaten, die LÜSEBRINK von der Hundeplacenta angefertigt hat, geben mußte. Diese hat lebhaften Widerspruch von seiten DUVAL's gefunden. Derselbe gipfelt im wesentlichen darin, daß DUVAL, dem wir eine Reihe ausgezeichneter Placentararbeiten verdanken, auch das Syncytium, welches die Zotten bei ihrem Einwachsen überkleidet, für fötaler ektodermaler Herkunft hält. Nach DUVAL's für eine ganze Reihe von Placenten durchgeführter Anschauung geht das Uterusepithel mit der Anlage der Placenta zu Grunde. Dagegen gliedert sich das Ektoderm während des Einwachsens der Zotten in eine äußere syncytiale und eine innere aus getrennten Zellen bestehende Schicht, und diese, also nur Ektoderm, trennt dann die mütterlichen und die fötalen Gefäße voneinander. Die Placenta wäre hiernach abgesehen von den mütterlichen Gefäßen rein fötaler Herkunft.

In seiner Auffassung befindet sich DUVAL in Uebereinstimmung mit einer Anzahl von Autoren, HUBRECHT und E. VAN BENEDEN und deren Schüler (NOLF, VERNHOUT), welche die entsprechenden Anschauungen für eine Reihe von diskoidalen Placenten entwickelt haben.

Auch in der Beurteilung über die Herkunft und den Bau der grünen Randsäume der Hundeplacenta weiche ich von DUVAL ab.

Dieselben stellen nach den von LIEBERKÜHN begonnenen und von mir fortgesetzten Untersuchungen Extravasate aus arrodierten mütterlichen Gefäßen dar, welche sich zwischen Uteruswand und Chorion ergießen.



Fig. 172. Hundeplacenta; Schnitt durch den Extravasatsaum am Rande. *Pe.* Placentarlabyrinth. *Ch.* Chorion. *U.* Uterus.

Anfangs treibt das extravasierte Blut das Chorion nur wenig in das Innere des Fruchtsackes vor; wenn das Blut aber reichlicher ausströmt, wird es von dem Chorion umgriffen, so daß es gleichsam in Säcke des Chorion eingelagert wird, in deren Inneres das Chorion auch reichlich Zotten treibt (Fig. 172).

Das Blut in diesen Säcken zerfällt und befindet sich an der reifen Placenta in allen möglichen Stadien der Umwandlung; am frischen Präparat sieht man neben wenig veränderten roten Blutkörpern auch die Zerfallsprodukte solcher, dann zahllose Hämoglobinkrystalle und grüne amorphe Massen in verschiedenen Formen, die auch kaum anders denn als Reste von Blutkörpern angesehen werden können.

Da man, abgesehen von dem Hämoglobin, die gleichen Teile ebenfalls in den auch hier hohen und cylindrischen Ektodermzellen des Chorion findet, so ist nicht zu bezweifeln, daß letztere auch an dieser Stelle die Eigenschaft haben, die von der Mutter gelieferten Produkte für den Fötus direkt nutzbar zu machen.

Auch die grünen Inseln in der Mitte der Placenta sind im wesentlichen wohl in der gleichen Weise gebaut wie die randständigen Extravasate; ihre erste Entwickelung kenne ich aus eigener Anschauung nicht, die älteren Stadien sind aber denen des Saumes so ähnlich, daß in dieser Beziehung kaum ein Zweifel sein kann.

Die intraplacentaren Extravasate können in älteren Placenten eine sehr erhebliche Ausdehnung erreichen. Neben solchen, die nur einen Teil der Placenta durchsetzen, kommen andere vor, welche bis zur spongiösen Schicht reichen.

Auch diese meine Auffassung vom Bau des grünen Saumes wird von Duval bestritten.

Der einzige Autor aber, der nach uns sich zu dieser Frage geäußert, Bonnet, steht auf meiner Seite.

Der zottenfreie Teil des Chorionsackes ist an der reifen Hundeplacenta verhältnismäßig breit. Er ist in seinem Innern vollkommen von der großen Allantois ausgefüllt, an seiner Oberfläche mit einem hohen cylindrischen Ektoderm überzogen, das einem ebenso gebauten Uterusepithel gegenüber liegt. Meiner Ansicht nach steht der Annahme nichts entgegen, daß auch in diesem Abschnitt des Chorionsackes eine Resorption von Absonderungsprodukten des Uterus zu Gunsten des Embryo stattfindet. Im Gegenteil würde nur für eine solche ein Befund sprechen, den ich gelegentlich an älteren Uteris gravidis der Hündin feststellen konnte: man bemerkt hier und da, wie Chorion und Uterusepithel, die sonst einander locker gegenüberliegen, sich fester vereinigen; es entstehen dann Bilder, ähnlich denen, wie man sie bei diffusen Halbplacenten dort beobachtet, wo sich Ektoderm und Uterusepithel fester aneinander lagern, und wie sie auch für die Semiplacenta multiplex als zwischen den Placentomen liegend von den Autoren beschrieben werden.

Es kann kaum zweifelhaft sein, daß an all diesen Stellen Nährmaterial von der Mutter zum Fötus herüberbefördert wird.

Von Raubtieren mit vollkommen ringförmiger Placenta sind noch einige andere untersucht; so der Fuchs, der sich in der Form und dem Aufbau seiner Placenta nicht wesentlich von der Hündin unterscheidet; ferner die Hauskatze, deren Placentarbau eine ganze Reihe von Autoren beschäftigt hat. Neben den älteren Untersuchungen von Turner und Ercolani nenne ich von neueren Duval, Fleischmann, Heinricius; auch ich selbst habe einige Beobachtungen mitgeteilt.

Die Katzenplacenta zeigt zwar auch mannigfache Uebereinstimmungen mit der der Hündin, differiert aber doch so weit, daß eine

Unterscheidung sowohl der ganzen Placenta als des Schnittpräparates leicht möglich ist.

Die reife Placenta erscheint relativ weniger mächtig gebaut, und es fehlen ihr die geschlossenen Extravasatränder, wie oben erwähnt, vollkommen; einzelne Blutergüsse kommen in wechselnder Weise vor. Sie finden sich, soweit ich eigene Erfahrungen habe, mehr in frühen Stadien, in denen man in der That einen geschlossenen Extravasatring sehen kann.

Die Extravasate erreichen aber bei weitem nicht die Mächtigkeit, welche sie beim Hund besitzen und werden zum größeren Teil noch während der Gravidität wieder resorbiert; jedenfalls fehlt der reifen Placenta ein solcher Saum, wie er in der Hundeplacenta vorhanden. Auch kommt es nicht zu besonderen Verfärbungen, sondern bleibt die bräunliche Farbe des frischen Extravasates als solche erhalten.

Am Schnittpräparat der reifen Placenta zeigen sich die Zottenblätter im Placentarlabyrinth etwas anders angeordnet als in der Hundeplacenta, so daß man beide wohl unterscheiden kann.

Auffälliger aber noch als im Labyrinth ist der Unterschied in den tieferen Placentarabschnitten. Eine Erweiterung der unter dem Labyrinth gelegenen Drüsenabschnitte kommt auch bei der Katze vor, doch sind es zumeist die eigentlichen Endabschnitte der Drüsen, welche diese durchmachen, so daß die subplacentare Schicht der Hündin nur eben angedeutet ist.

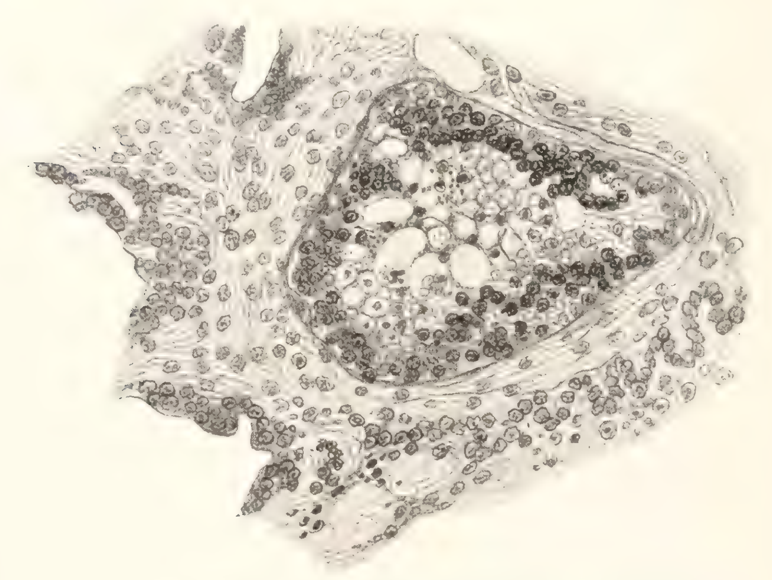


Fig. 173. Katzenplacenta. Querschnitt einer Drüse mit Epithelnetzwerk.

Die eigentümliche Fettbildung in den Drüsenepithelien vermisse ich hier vollkommen; dagegen sind dieselben in anderer Weise charakteristisch verändert; sie sind zum Teil in Syncytien verwandelt, zum Teil in eigentümlich sternförmige Zellen, welche Netzwerke im Innern der Drüse bilden und welche man ihrer Form nach niemals

als Epithelien ansprechen würde, wenn man ihre Entstehung nicht beobachten könnte (Fig. 173).

Dazu kommen durchgewanderte Leukocyten, die ebenso wie ein Teil der Epithelien rasch zu Grunde gehen, und es sind die erweiterten Drüsenabschnitte mit einem zelligen, zum Teil in Zerfall begriffenen Material gefüllt.

An dieses stoßen die Kopfteile von großen Zotten an, welche den Primärzotten der Hündin entsprechen und, durch das Placentarlabyrinth durchdringend, in die Drüsen hineinhängen. Ihre, soweit die Zotte frei ist, hohen Ektodermzellen nehmen die Zerfallsprodukte aus den Drüsenräumen auf.

Die eigentümlich gebaute Schicht vor den Spitzen der einwachsenden Zotten habe ich gelegentlich als die Umlagerungszone bezeichnet, ein Terminus, der dann in der neueren Placentarlitteratur mehrfach aufgenommen ist.

Eine vollkommen gürtelförmige Placenta kommt auch bei Viverra zivetta vor; ebenso bei einer Anzahl von Musteliden, welch letztere im allgemeinen wechselnde äußere Placentarformen zeigen und namentlich während der Gravidität diese Formen noch verändern können.

Einzelne derselben unterscheiden sich in der Form des Placentargürtels, alle in derjenigen des Blutextravasates von den Placenten der Caniden und Feliden.

Vor Jahren hat Bischoff eine Reihe von Tragsäcken des Otter beschrieben und gezeigt, daß hier in das Innere des Chorionsackes ein eigentümlicher, mit Blut gefüllter Beutel hineinhängt.

Dieser Blutbeutel scheint ein gemeinsames Vorkommen bei allen Mustelidenplacenten zu sein; wenigstens wird er bei keiner der bisher beschriebenen Arten vermißt, wenn er auch in seinen Formen im einzelnen nicht unbeträchtlich wechselt.

Bischoff selbst fand solche Blutbeutel später in den Placenten von Mustela foina und Mustela martes. Fleischmann bildet sie ab von Meles taxus, und ich selbst kenne sie ebenfalls vom Otter und vom Dachs, ebenso vom Frettchen (vgl. unten).

Die Blutbeutel sind mit extravasiertem Blut mehr oder minder gefüllt und enthalten meist zahllose Mengen von Hämatoidinkrystallen. Sie sind in frühen Stadien beim Otter rundlich und prall mit Blut gefüllt. Im weiteren Verlauf der Gravidität können sie beträchtlich wachsen, aber einen Teil ihres Inhaltes wieder resorbieren

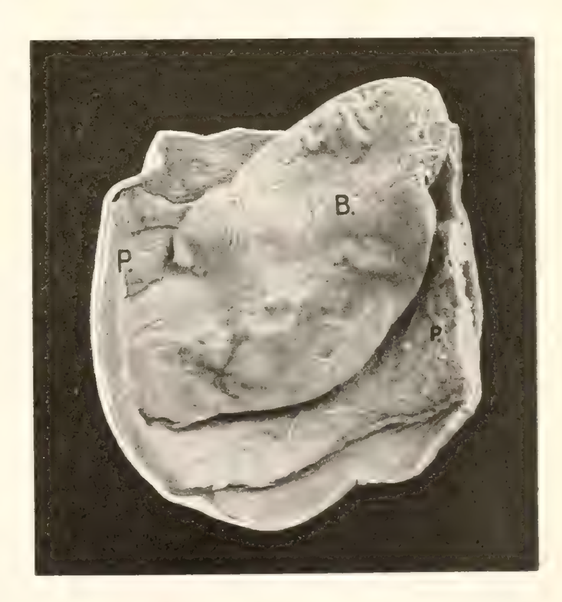


Fig. 174. Uterus gravidus; Dächsin. Placentarstück mit Blutbeutel; Flächenansicht. Nat. Gr. *P.* Placenta. *B.* Blutbeutel.

lassen, so daß sie schließlich als große schlaffe Säcke in das Innere des Chorion hineinhängen.

Beim Dachs erreicht der Blutbeutel eine sehr erhebliche Größe: er liegt in der Zeit kurz vor dem Wurfe dem Fötus wie eine platte Zunge an, nur an einer kleineren Stelle mit der Placenta an deren antimesometraler Seite zusammenhängend (Fig. 174).

Da, wo er der Placenta aufsitzt, ist diese an einer ringförmigen Stelle unterbrochen: auf dem Durchschnitt sieht man (Fig. 175), wie das Extravasat die ganze Dicke der Placenta durchsetzt und wie Fortsätze des Chorion in das Innere desselben hineinhängen.

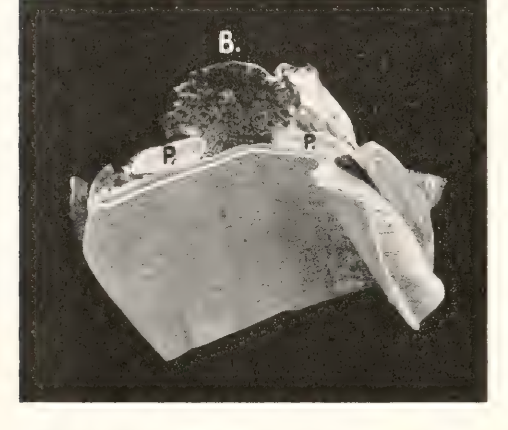


Fig. 175. Uterus gravidus; Dächsin. Durchschnitt durch die Placenta mit der Ansatzstelle des Blutbeutels. *P.* Placenta. *B.* Blutbeutel.

Bischoff glaubte, daß es sich um eine Blutung aus fötalen Gefäßen handle, welche durch eine mangelhafte Entwickelung der Uteruswand und durch ein hierdurch bedingtes Zurückbleiben der Chorionzotten entstehe.

Ich selbst konnte gelegentlich anderer Placentauntersuchungen zeigen, daß die Erscheinung mit dem für den grünen Saum der Hundeplacenta Festgestellten insofern übereinstimmt, als auch hier sich ein Extravasat mütterlichen Blutes zwischen Uteruswand und Chorionektoderm bildet.

Der Placentarring selbst kann sich, z. B. in der Dachsplacenta, von dem anderer gürtelförmiger Placenten dadurch unterscheiden, daß er in seinen verschiedenen Teilen von ungleicher Breite ist. An dem abgebildeten Präparat der Dachsplacenta (Fig. 174) tritt dies an den Schnitträndern ohne weiteres hervor.

Was den feineren Bau der genannten Placentarform anlangt, so kann ich aus der Untersuchung einiger ganz frisch konservierter Dachsplacenten nur sagen, daß er, wenigstens in den Grundzügen, viel Uebereinstimmungen mit der unten noch genauer zu besprechenden Placenta des Frettchens zeigt, auf deren Darstellung ich daher verweise.

Eine, wie Fleischmann nachgewiesen hat, zeitweilig während des Entwickelungsganges nicht vollkommen geschlossene, aber später ringförmige Placenta kommt beim Marder vor, ebenso beim Otter: in späterer Zeit der Gravidität wird die ursprünglich vorhandene Lücke auch hier noch durch Placentargewebe ausgefüllt, und es entsteht ein vollkommener Ring. Veränderungen in der Placentarform während der Entwickelung finde ich auch an der Dachsplacenta.

2. Placenta zono-discoidalis.

Eine eigentümliche Art der Placenta, in mancher Beziehung — aber nicht etwa genetisch — fast eine Zwischenform zwischen Placenta zonaria und discoidalis, ist bei einem Musteliden, Putorius furo, beobachtet und genauer untersucht, kommt ähnlich wohl beim Wiesel (BISCHOFF, KÖLLIKER) vor und wird sich vermutlich auch noch bei anderen Marderarten nachweisen lassen.

Ihr Entwickelungsgang, der Aufschluß über die Entstehung der Besonderheiten der Form giebt, ist bisher nur von mir und nur beim Frettchen verfolgt, über dessen Placentarbildung mir eine größere Reihe von bis dahin anderweit noch nicht eingehender beschriebenen Präparaten vorliegt.

Bei jugendlichen Fruchtsäcken des Frettchens kommt es zur Anlage einer inkompleten gürtelförmigen Placenta: diese wird dann weiterhin unter Rückbildung eines beträchtlichen Abschnittes der ursprünglichen Placentaranlage allmählich in 2 scheibenförmige Placenten umgewandelt, welche in den Seitenteilen der betreffenden Fruchtkammer gelegen sind (Fig. 176). Die primäre Unterbrechung des Placentargürtels findet sich an der mesometralen Seite des Uterus, die sekundäre ihr gegenüber; die letztere steht in unmittelbarem Zusammenhange mit der Entwickelung eines gerade beim Frettchen sehr umfangreichen Blutextravasates.

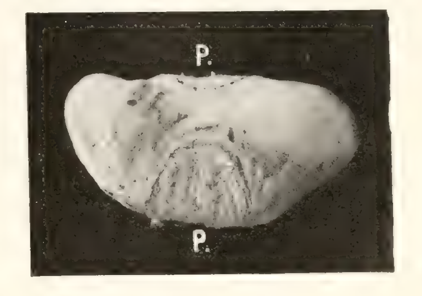


Fig. 176. Chorionsack vom Frettchen; von außen. Halb schräg von der mesometralen Seite. Nat. Gr. Man sieht die eine Placenta fast vollkommen, von der anderen einen schmalen Rand.

In der Mitte etwa der 2. Woche der Tragzeit verbindet sich beim Frett die Außenfläche des Chorion mit der Innenwand des Uterus und zwar in einer ziemlich breiten Zone, welche anfängt, Zotten zu treiben. Zottenfrei bleiben die beiden kleinen Kuppen der Fruchtblase und ein schmaler Streifen an dem mesometralen Abschnitt der Uteruswand.

Auch in demjenigen Teil, in welchem sich Zotten bilden, ist aber von vornherein an letzteren ein wesentlicher Unterschied festzustellen. Gegenüber den Seitenflächen der Fruchtkammer sind dieselben zuerst kurze, aber kräftige ektodermale Zapfen, welche sich fest mit der Uterusschleimhaut verbinden. In dem antimesometralen Teil sind die Zotten kleiner, und namentlich fällt auf, daß die zwischen den Zottenbasen gelegenen Teile der Chorionoberfläche der Uteruswand nur locker anliegen und keine festere Verbindung mit derselben eingehen, während sie in den Seitenteilen der Fruchtkammer eine solche zeigen.

Immerhin ist aber auch an dieser Stelle eine gleiche Verdickung der Uterusschleimhaut vorhanden, wie in den Seitenabschnitten der Fruchtkammer, ist auch hier eine Verbindung der Chorionoberfläche mit der Uterusschleimhaut, also die Bildung einer Placenta eingeleitet.

Etwa im Beginn der 3. Woche der Gravidität beginnt an der antimesometralen Seite der Fruchtkammer eine Reihe von kleinen Extravasaten aufzutreten; dieselben entstammen den mütterlichen Blutgefäßen und liegen wie bei Hund und Katze zwischen Uteruswand

und Chorionoberfläche. Sie vergrößern sich außerordentlich rasch und treiben die Chorionoberfläche gegen die Innenseite der Fruchtblase in Gestalt einer Reihe von sehr unregelmäßig gestalteten und individuell variierenden Säcken oder Beuteln vor (Fig. 177).

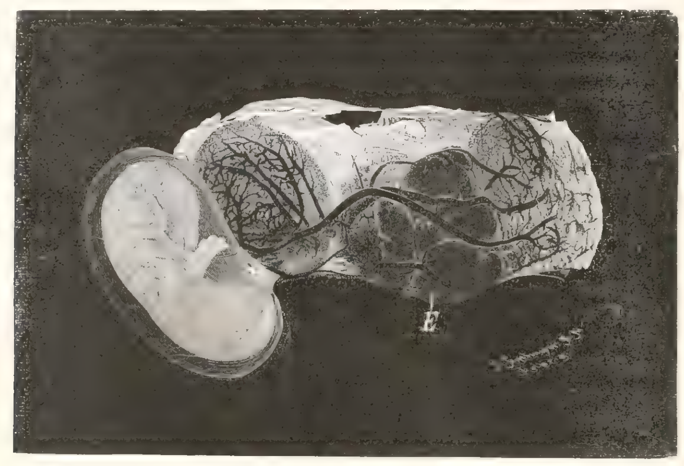


Fig. 177. Foetus vom Frettchen im geschlossenen Amnion, mit den beiden Placentarscheiben und den zwischen diesen gelegenen Blutextravasat. Vergr. 2 : 1. *E.* Extravasat.

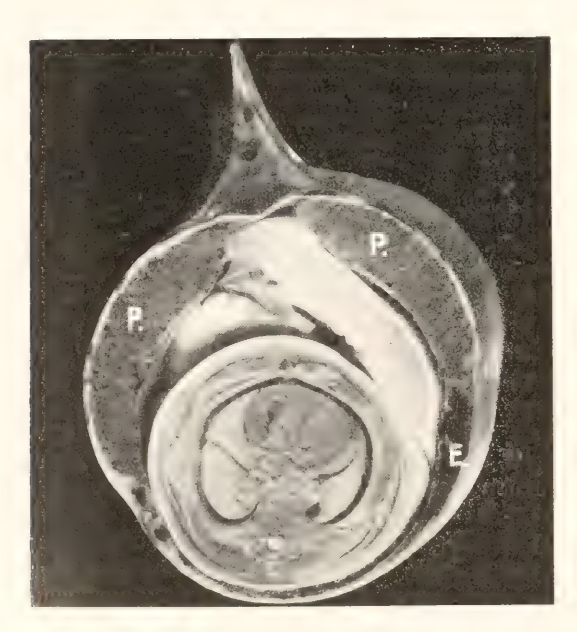


Fig. 178. Uterus gravidus vom Frettchen, dicht vor dem Wurf. Querschnitt durch die Mitte einer Fruchtkammer. *P.P.* Placenten. *E.* Blutbeutel mit Extravasat. Vergr. etwa 2 : 1.

Gegen Ende der Gravidität findet hier wie bei anderen Placentarextravasaten eine stärkere Resorption des Inhaltes der Säcke statt, so daß dicht vor dem Wurf die Säcke auf dem Durchschnitt durch den Uterus wie eine Fortsetzung oder ein Anhang an die eine Placenta erscheinen (Fig. 178).

Der Entwickelungsgang des Extravasates zeigt große Anklänge an die Bildung des grünen Saumes der Hundeplacenta. Er beginnt gegen Ende der 3. Woche der Tragzeit.

Die Extravasatmasse gelangt, sobald sie die mütterlichen Gefäße verlassen hat, auf die hier noch von Epithel überkleidete Oberfläche der Uterusschleimhaut und

liegt alsdann in Räumen, welche auf der einen Seite eben vom Uterusepithel, auf der anderen vom Chorion begrenzt werden, welch letzteres an dieser Stelle ein hohes Epithel und eine von der Allantois herstammende Bindegewebslage erkennen läßt.

Vom Chorion dringen dann Fortsätze eine Strecke in die hier ziemlich stark geschwollene Uterusschleimhaut ein, mit dieser zusammen einen antimesometralen Placentarabschnitt bildend, der jetzt schon etwas einfacher ist als die Seitenteile der Placenta.

Bemerkenswert erscheint, daß es in den Chorionsäcken rasch zu einer Zersetzung des Blutes kommt; ein Teil der Blutkörperchen wird sehr bald aufgelöst, und seine Reste findet man in Gestalt von anfangs spärlichen, bald massenhaften Hämatoidinkrystallen auf der Chorionfläche des Extravasates vor. Die Bildung des Hämatoidin muß sehr geschwind vor sich gehen, denn bei Placenten von etwa 20 Tagen finde ich die ersten Blutextravasate, und bereits am 21. Tage liegen auf der Oberfläche des Extravasates kleine Krystallkrümel.

In der 4. Woche der Gravidität — das Frettchen trägt etwa 42 Tage — nimmt das Extravasat beträchtlich an Ausdehnung zu, und zugleich machen sich zwei eigentümliche Erscheinungen bemerkbar: Einmal fangen in der Wand der Säcke die Epithelien des Chorion an, nicht nur die roten Blutkörper, sondern auch die Hämatoidinkrystalle in großen Mengen aufzunehmen; namentlich die letzteren treten im mikroskopischen Bilde besonders deutlich hervor (Fig. 179). Die Zerfallsprodukte des Blutes werden also auch hier für den Haushalt des Embryonalkörpers nutzbar gemacht werden.

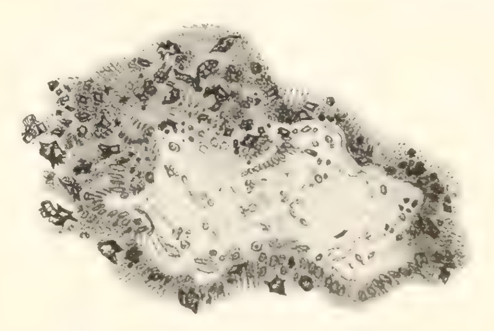


Fig. 179. Zotte vom Frettchen; Schnitt durch die stempelförmig verbreiterte Spitze. Hämatoidinkrystalle im Chorionepithel.

Dann beginnen sehr bald Veränderungen in der Uteruswand, an denjenigen Stellen, auf welchen die Extravasatsäcke ruhen. Ein Teil der Uterusepithelien zerfällt und wird aufgelöst, während das unter demselben gelegene Bindegewebe anscheinend bei rascher Vergrößerung der Fruchtkammer ausgebreitet wird. Die Chorionvorsprünge, durch welche die Blutbeutel am Uterus festgehalten werden, werden dadurch teilweise wieder frei. Zugleich kommt es zu einer lokalen Abplattung der Uteruswand an dieser Stelle, und indem schließlich gegen das Ende der Gravidität die Blutextravasate sehr viel rascher resorbiert werden, als etwa neues Blut extravasiert, flachen sich die Beutel nach und nach vollkommen ab.

Mit der Zerstörung eines Teiles der Uteruswand wird dann eine breite antimesometrale Zone gebildet, in welcher nunmehr Chorion und Uteruswand — letztere übrigens immer von einem wenn auch veränderten, so doch deutlich kenntlichen Epithelrest kontinuierlich überzogen — einander gegenüberliegen, nur durch platte Extravasatmassen geschieden. Diese Zone trennt gegen das Ende der Gravidität voneinander die beiden während dieser Zeit kräftig gewachsenen, in den Seitenteilen des Uterus gelegenen Reste der ursprünglich gürtel-

förmigen Placenta, welche beide nunmehr zu je einer scheibenförmigen Placenta geworden sind.

Löst man die Uteruswand bei einem älteren Uterus gravidus vorsichtig ab, ohne den Chorionsack zu zerreißen, so kann man an diesem äußerlich die beiden scheibenförmigen Placenten sehr gut übersehen (Fig. 176).

Ebenso lassen sich von der Innenseite her die beiden Placenten demonstrieren, wenn man die Fruchtkammer von der mesometralen Seite her eröffnet und ausbreitet (Fig. 177).

In mittlerer Graviditätszeit füllt das Extravasat den Raum zwischen den beiden Placenten noch ziemlich aus, während dies um so weniger der Fall ist, je mehr die Placenten sich der Reife nähern. Es wächst offenbar der interplacentare antimesometrale Teil der Uteruswand rascher als die anderen Abschnitte derselben, so daß in der That die Placenten auseinander rücken.

Die reife Placenta ähnelt bis zu einem gewissen Grade derjenigen der Katze, immerhin aber nicht so weit, daß sie nicht wohl zu unterscheiden wäre. Ein Placentarlabyrinth ist bei Hund und Katze vorhanden, aber die Zotten in demselben erscheinen nicht so blattförmig wie bei jenen. Unter demselben liegt eine Zone, welche durch die Köpfe von großen, stark stempelförmig verbreiterten Zotten gebildet wird. Bemerkenswert für diese Zone ist, daß in ihr gegen Ende der Gravidität das mütterliche Gewebe auf ganz schmale, isolierte, strangförmige Septen reduziert erscheint, in denen die mütterlichen Gefäße zum Placentarlabyrinth aufsteigen. Dieselben sind so spärlich, daß die Zotten auf breite Strecken eine an der anderen liegen und fast mit ihren Epithelien zu verschmelzen scheinen.

Unter den Zottenspitzen liegt eine Lage stark erweiterter Drüsen, deren Epithelien zwar nicht alle, aber vielfach zu enorm großen Zellen umgewandelt erscheinen, die ich in dieser Form von anderen Raubtierplacenten nicht kenne. Sie erscheinen mir so charakteristisch für die Frettchenplacenta, daß man an dem Vorkommen derselben diese von anderen bisher untersuchten Raubtierplacenten sehr wohl würde unterscheiden können.

Ueber die physiologische Bedeutung und Wertigkeit dieser eigentümlichen Zellen kann ich bislang wenig berichten; nur eins erscheint mir gegenüber dem, was man sonst von ähnlichen Zellarten weiß, festzustellen notwendig, nämlich, daß es sich nicht etwa um reine Rückbildungs- oder Degenerationsformen handelt. Es geht das aus Beobachtungen über das Verhalten der fraglichen Zellen post partum hervor, die wir anzustellen Gelegenheit hatten, und über welche BAUER Mitteilung gemacht hat. Ein Teil der Zellen geht zwar nach dem Wurf zu Grunde und wird als überflüssig mit den Lochien ausgestoßen; ein anderer aber bleibt erhalten und wird allmählich wieder zu den bekannten Formen der Uterusepithelien zurückgebildet.

Auch abgesehen von den Umwandlungen in der äußeren Form bietet die Placenta des Frettchens in ihrem Entwickelungsgang mancherlei Eigenartiges. Ich will davon an dieser Stelle nur erwähnen, daß auch hier das Uterusepithel bei dem Aufbau der Placenta eine wesentliche Rolle spielt.

Man kann für die primären Zotten ohne jeden Zweifel die Beziehungen zu den Uterindrüsen verfolgen, nachweisen, wie sie in solche derart einwachsen, daß sie einen Pfropf von syncytial umgewandeltem Epithel vor sich herschieben (Fig. 179a). Wie dieses die einwachsenden Zotten einscheidet, lehren starke Vergrößerungen (Fig. 179b).

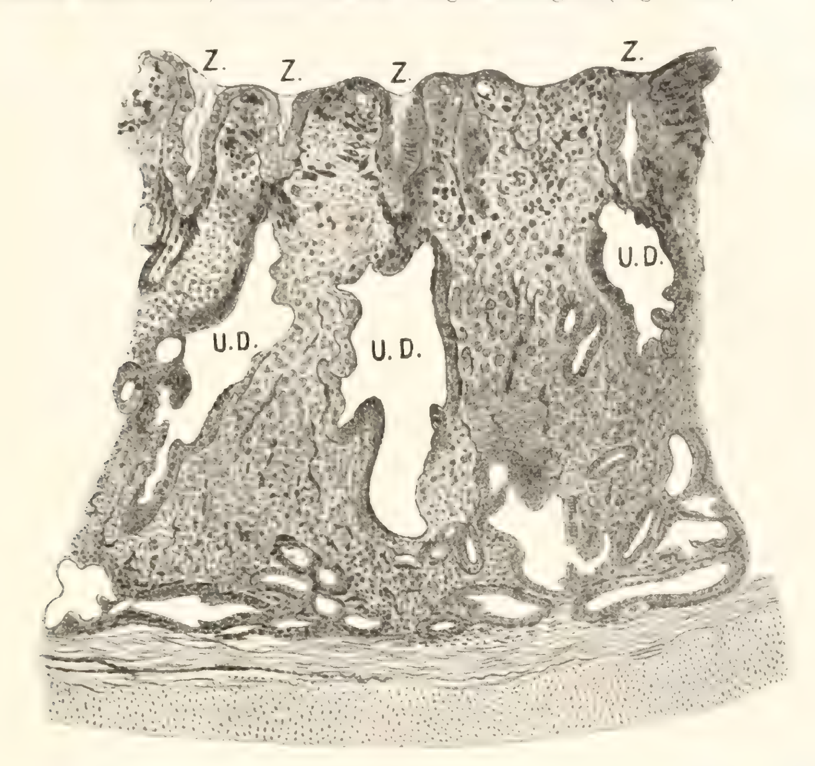


Fig. 179a. Uterus gravidus; Frettchen vom 17. Tage der Tragzeit. Schnittpräparat. Vorwachsen der primären Zotten gegen die vom uterinen Syncytium verschlossenen Drüsen. *U.D.* Drüse. *Z.Z.* Zotten.

Auch in den Zwischenräumen zwischen den primären Zotten erhalten sich syncytiale Abkömmlinge des Uterusepithels in Menge und geben Straßen für kleine, später einwachsende Zotten ab, die den tertiären Zotten der Hundeplacenta entsprechen.

Die physiologischen Verhältnisse der Mustelidenplacenten werden im allgemeinen mit dem übereinstimmen, was die Placenten von Hund und Katze zeigen.

Die Ernährung des Foetus nach Ausbildung der Placenta geht in den bislang untersuchten Raubtierplacenten so vor sich, daß, wie bei der Mehrzahl der Halbplacenten, eine Anzahl von Wegen nebeneinander funktionieren. Auch hier müssen wir einen Stoffwechsel von mütterlichen zu fötalen Gefäßen und umgekehrt im Placentarlabyrinth annehmen; neben diesem kommt eine Aufnahme von Drüsensekret in den spongiösen Räumen vor, und endlich werden die Zer-

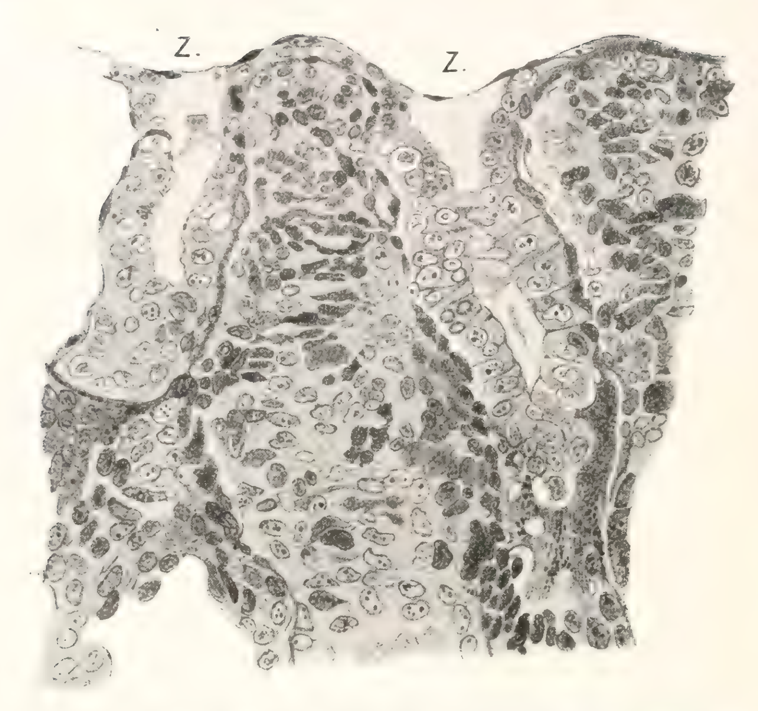


Fig. 179b. Oberer Rand eines Schnittes wie in Fig. 179a, stark vergrößert. Die Zotten *Z.Z.* sind auf ihrer ganzen Oberfläche von dem vom Drüsenepithel stammenden dunklen Syncytium überkleidet.

fallsprodukte sowohl der Zellen der Uteruswand im Labyrinth als diejenigen des extravasierten mütterlichen Blutes in den Randsäumen oder Blutsäcken ebenfalls von den Ektodermzellen aufgenommen und zerlegt.

Placenta discoidalis.

In dem Sammelnamen der Placenta discoidalis fassen wir eine Reihe von Placentarformen zusammen, von denen viele in der That, namentlich in ihrem Entwickelungsgang, die fundamentalsten Unterschiede aufweisen.

Diskoidale Placenten, einfach oder doppelt, finden wir bei Insectivoren, Nagern und Chiropteren; bei Tarsius, bei den Affen und beim Menschen.

Im großen und ganzen kann man — geringe Ausnahmen vorbehalten — sagen, daß bei den diskoidalen Placenten die Beteiligung der Uterindrüsen an der Ernährung der Embryonen innerhalb der Placenta in den Hintergrund tritt und daß statt dieser die Ernährung von Gefäß zu Gefäß vorwaltet. Das Vorwiegen dieser Form der Ernährung für den Foetus zeigt sich namentlich in dem Entwickelungsgrad der Räume, welche das mütterliche Blut enthalten; diese erreichen in einzelnen der Placenten eine ganz enorme Ausdehnung, so daß man bei dieser dann nicht mehr die schmalen mütterlichen Gefäßbahnen beobachtet, wie wir sie z. B. bei den Raubtieren sehen, sondern weite Blutsinus, die mit mütterlichem Blute gefüllt sind und in denen

dieses, offenbar wohl langsam und nicht ganz unbehindert, cirkuliert, während die Zotten in den Blutraum eintauchen und von dem mütterlichen Blute von allen Seiten umspült werden.

Auffällig ist das Zurücktreten der Bedeutung des Oberflächenepithels des Uterus; in einzelnen Fällen spielt es auch hier noch seine Rolle; in anderen wird es von vornherein so gut wie ganz eliminiert, in wieder anderen wuchert es zwar zunächst, wird aber unter Umwandlung seiner Zellen nicht dazu verwendet, Nährmaterial abzuscheiden, sondern selbst direkt als Nährmaterial verbraucht, indem es ganz oder zum Teil zerfällt; in seinen Zerfallsprodukten kann es ebenso wie das bei den Raubtieren von den fötalen Zellen aufgenommen werden.

Mit der Abnahme der Bedeutung des mütterlichen Epithels sehen wir einhergehen eine außerordentliche Entwickelung des Chorionektoderms, das bei einigen Formen bereits früh eine ungemeine Ausbildung erreicht. Es kann nach Angabe von Van Beneden, Duval und Hubrecht bei einzelnen Formen das schwindende mütterliche Gewebe so weit ersetzen, daß es seinerseits die Gefäßräume bildet, welche das mütterliche Blut aufnehmen. In solchen Placenten wäre alsdann viel mehr fötales Gewebe enthalten, als wir in den bisher besprochenen Placenten finden.

Ich gebe ohne weiteres zu, daß diese Auffassung für einzelne tierische Placenten richtig sein wird, für andere richtig sein kann. Ich bestreite aber ihre von einzelnen Autoren hervorgehobene Allgemeingiltigkeit. Wir stehen bei der Beurteilung des Aufbaues vieler diskoidalen Placenten keineswegs vor abgeschlossenen Untersuchungen und sollten daher mit allgemeinen Behauptungen vorsichtig sein. Die Objekte, um deren Bearbeitung es sich handelt, machen ganz außerordentliche Schwierigkeiten, insbesondere bilden die Gewebselemente von Mutter und Foetus vielfach Formen, die einander so ähnlich werden können, daß eine sichere Entscheidung über die Herkunft derselben unmöglich erscheint. Das gilt namentlich auch für die menschliche Placenta.

Was den Gang unserer Darstellung anlangt, so erscheint es zweckmäßig, bei Besprechung der diskoidalen Placenten so vorzugehen, daß wir hier die Placentarbildung einzelner Ordnungen zusammenfassend vorführen: wobei wir allerdings gleich bemerken müssen, daß dabei Placenten — wie bei den Insectivoren und bei Nagern — zusammengestellt werden, die namentlich in ihrer Entwickelung beträchtliche Differenzen aufweisen.

Insectivora.

Von Insectivoren ist es eine ziemliche Zahl, welche bis dahin auf den Bau der Placenten bearbeitet sind. Wir verdanken dies in erster Linie den umfangreichen Untersuchungen von Hubrecht, der uns mit dem Placentarbau von Erinaceus, Sorex und Tupaja bekannt gemacht hat. Ich selbst habe einige Placenten von Centetes untersucht und die Entwickelung der Maulwurfsplacenta verfolgt; das letztere ist, ebenfalls unter Leitung von Hubrecht, durch Vernhout geschehen.

Da die Placenta von Talpa mit den bis dahin besprochenen Formen der Placenta mehr Uebereinstimmung zeigt, als diejenige anderer Insectivoren, so möge deren Darstellung an die Spitze gestellt werden.

Bei geeignet vorbehandelten Uteris von Talpa kann man die Uteruswand so über den Chorionsack abheben, daß dieser mit der diskoidalen Placenta zurückbleibt, welche bei älteren Embryonen über dem Rücken des Foetus liegt (Fig. 180). An der Bauchseite des letzteren hängt die abgeplattete Nabelblase, und zwischen dieser und der Placenta bleibt ein breiter Abschnitt glatten Chorions frei. Durch Chorion und Amnion schimmert der Kontur des Foetus durch.

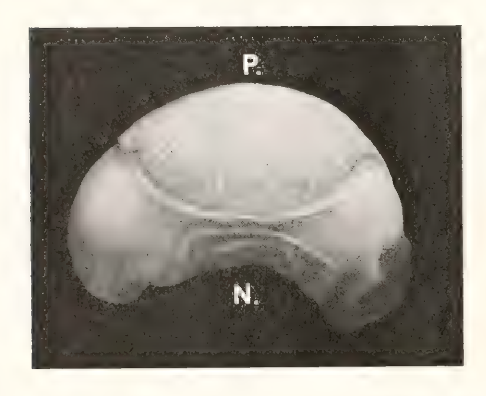


Fig. 180. Chorionsack vom Maulwurf dicht ante partum. Außenansicht. *P.* Placenta. *N.* Nabelblase. Vergr. 2 : 1.

Man bekommt so die rascheste Uebersicht über die Form und Lage der Placenta und über ihre Beziehungen zum Chorionsack.

Durchschneidet man eine Fruchtkammer etwa gleichen Alters mit einen horizontalen — d. h. den mesometralen vom antimesometralen Abschnitt trennenden — Schnitt und entfernt aus der antimesometralen Hälfte den Foetus, so erscheint die diskoidale, hier und da fast viereckige Placenta (Fig. 181), auf deren Oberfläche sich das Netzwerk der gröberen Allantoisgefäße präsentiert.

Bei etwas jüngeren Placenten mehr als bei älteren liegen zwischen diesen Gefäßen unregelmäßig angeordnete, anscheinend individuell wechselnde, größere und kleinere Buckelchen, welche sich auf der inneren Placentarfläche erheben (Fig. 182). Es sind das, wie ich vorgreifend bemerke, die vom Chorion überbrückten Ausmündungsstellen von Uterindrüsen, welche unter der Placenta liegen und mit ihrem Ausführungsgang die Placenta durchsetzen, um an der freien Placentarfläche auszumünden.

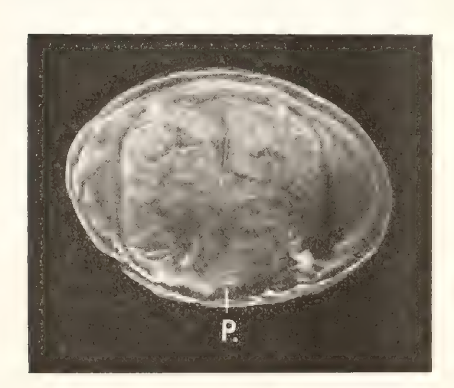


Fig. 181. Placenta (*P.*) vom Maulwurf, der Reife nahe. Flächenansicht von der Innenseite der Fruchtkammer. Vergrößert.

Ihre Oeffnung wird vom Chorion überlagert, welches durch das Drüsensekret in das Innere der Allantois vorgedrängt wird, damit die von mir so genannte Chorionblase bildend.

Der feinere Bau der Placenta erscheint auch dann, wenn diese der Reife nahe ist, wenigstens annähernd so, wie ich ihn in Fig. 183 von einem jüngeren Entwickelungszustand nach einem Schnittpräparat abbilde: fingerförmige Zotten senken sich in einen von dem gewucherten Bindegewebe der Schleimhaut gebildeten und von deren Epithel überzogenen Wulst ein, unter welchem die etwas vergrößerten Uterindrüsen liegen. Die Figur zeigt

einen die Placentaranlage durchsetzenden Drüsengang und das denselben überbrückende Chorion.

Die Blase enthält (in der Figur nicht dargestelltes) Drüsensekret, und nicht gerade selten sieht man neben diesem in den Chorionblasen auch kleine Klümpchen extravasierten mütterlichen Blutes, das allerdings quantitativ niemals reichlich wird. Es werden aber auch bei Talpa in den Chorionblasen die extravasierten Blutkörper von den Ektodermzellen aufgenommen und verarbeitet. Man findet ihre Zerfallsprodukte in den Chorionepithelien vor.



Fig. 182. Placenta und Chorion vom Maulwurf. Mittlere Graviditätszeit. Flächenansicht von der Innenseite der eröffneten Fruchtkammer. Die kleinen Höcker stellen die Chorionblasen dar. Vergrößert.

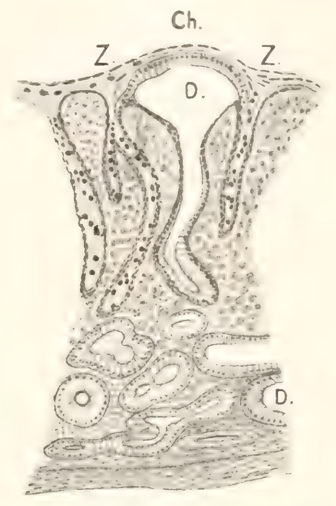


Fig. 183. Placenta vom Maulwurf. Schnittpräparat. *D.* Placentardrüse. *Ch.* Chorionblase. *Z.* Zotte.

Die Zotten bleiben im großen und ganzen fingerförmig, gabeln sich aber später. Sie stecken in entsprechend gestalteten Gruben des Kammerwulstes (s. u.), aus denen man sie bei geeigneter Behandlung herausziehen kann. Man bekommt dann Bilder (Fig. 184) welche denen des Chorion der Wiederkäuer, das entsprechend behandelt ist, nicht unähnlich erscheinen.

Die Allantois erreicht keine sehr beträchtliche Ausdehnung, sie überschreitet aber den Bereich an der Innenfläche des Chorion doch etwas (vergl. Fig. 129).

Wenn ihre Gefäße in die Chorionzotten eingedrungen sind, findet man ähnliche Beziehungen derselben zu den uterinen Gefäßen, wir wir sie für die multiple Halbplacenta beschrieben haben, soweit es sich wenigstens ohne künstliche Injektion feststellen läßt.

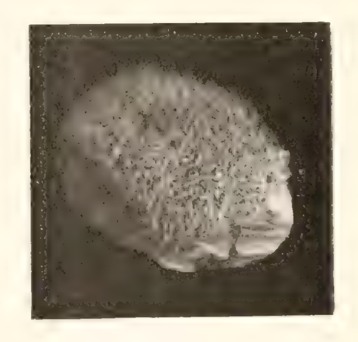


Fig. 184. Placenta vom Maulwurf. Flächenansicht der aus ihren Gruben herausgezogenen Chorionzotten. Vergrößert.

Die Nabelblase behält dauernd eine ziemliche Ausdehnung und ein ausgesprochenes Gefäßnetz, ferner in breiter Fläche

einen festen Zusammenhang mit dem Chorion. An der Stelle, an welcher sie dem Chorion an dessen Innenseite anliegt, werden außen die Zellen des Chorionektoderms hoch, sie verschmelzen ihrerseits mit den ihnen anliegenden Epithelien des Uterus, mit denselben eine sehr auffällige Lage hohen, mehrzeiligen Epithels bildend.

Es findet sich hier also neben der allantoiden eine omphaloide Placentation — allerdings einfachster Form — während der ganzen Dauer der Gravidität.

Ueber den Entwickelungsgang der Maulwurfsplacenta wäre zu bemerken, daß bereits zu einer Zeit, in welcher die Fruchtblase noch vollkommen frei in der Uterinhöhle gelegen ist, sich an der antimesometralen Seite der Uteruswand je an der Stelle, an welcher eine Fruchtblase lagert, ein Polster findet, das ich gelegentlich als Kammerwulst bezeichnet habe. Es ist bindegewebiger Natur und von einem so gut wie unveränderten Uterusepithel überzogen. In dem Bereiche des Kammerwulstes sind die Uterindrüsen, welche sonst an und für sich nicht gerade sehr entwickelt erscheinen, in verhältnismäßig bedeutender Länge und erweitertem Kaliber vorhanden.

In den durch den Kammerwulst charakterisierten Abschnitten der Uterushöhle legt sich dann die Fruchtblase an die Uteruswand an, und zwar verbindet sich sowohl mesometral als antimesometral die Außenfläche des Chorion mit dem um diese Zeit noch erhaltenen Uterusepithel.

Alsbald treibt dann das Chorion gegen und in den Kammerwulst hinein die ersten kleinen, kurzen stempelförmigen Zotten, und wenn die Allantois sich an die Innenfläche des Chorion in dessen oberer (embryonaler) Hälfte anlegt, schickt sie ursprünglich kleine, später stärkere, gefäßhaltige Bindegewebsfortsätze in das Innere der Ektodermzotten, diese so vaskularisierend.

Während die Zotten sich mit ihren Spitzen in das Innere des Kammerwulstes vorschieben, treiben sie das Uterusepithel, das sich zum Syncytium umgewandelt, vor sich her. Dabei mag ein Teil dieses verloren gehen, ich habe mich aber bei meinen eigenen Untersuchungen über die Maulwurfsplacenta nicht davon überzeugen können, daß das Uterusepithel in allen seinen Teilen zu Grunde ginge.

Das letztere giebt Vernhout an, der nach mir die Placentarentwickelung von Talpa untersucht hat. Unsere Beobachtungen stimmen in vielen Beziehungen überein, sind aber in der Frage nach dem Verhalten des Uterusepithels nicht miteinander zu vereinigen.

Die weiteren Veränderungen zur reifen Placenta sind in erster Linie graduelle.

Bei Talpa sind somit nach dem Ausgeführten die Wege, auf denen der Fœtus sein Nährmaterial bezieht, noch außerordentlich verschiedene; neben dem Stoffwechsel von Gefäß zu Gefäß geht eine, wenn auch nicht bedeutende, Aufnahme von Drüsensekret durch das Chorion einher, der sich eine solche von extravasiertem Blut anschließt; und dazu kämen dann noch Resorptionsvorgänge, die sich in der omphaloiden Placentation gerade bei Talpa jedenfalls während der ganzen Dauer der Gravidität abspielen.

Die anderen bisher untersuchten Insectivorenplacenten weichen von dem eben für Talpa Beschriebenen ebenso ab, wie sie untereinander die größten Verschiedenheiten zeigen.

Bei Sorex bildet sich nach HUBRECHT früh vor Anlagerung der Keimblase an die Uteruswand ein Wulst in der Fruchtkammer, den man auch allenfalls als Kammerwulst bezeichnen könnte. Im Gegensatz zu Talpa, wo er wesentlich bindegewebig ist, besteht er aber in einer ganz enormen Verdickung des Uterusepithels, gegen welche die des Bindegewebes sehr zurücktritt.

Dieser Wulst ist aber bei Sorex vergänglich; das Chorion setzt sehr bald mit einer lebhaften Wucherung seines Ektoderms ein, und mit der Entwickelung dieses geht eine Rückbildung des ganzen Uterusepithels einher.

Das Ektoderm gliedert sich dann nach HUBRECHT in einen plasmodialen Abschnitt und einen solchen mit getrennten Zellterritorien; der erstere liefert ein System von Kanälen, welche durch Kommunikation mit mütterlichen Gefäßen Blut aus diesen erhalten, also in fötalen Räumen Blut der Mutter cirkulieren lassen. Gleichzeitig bildet der andere Teil des Ektoderms kleine Zotten, welche in das Plasmodium eindringen und zugleich durch die Allantois vaskularisiert werden.

Damit wäre der Placentartypus gegeben.

Wir müssen an dieser Stelle zufügen, daß HUBRECHT für die einzelnen Abschnitte der Fruchtblasenwand und für Teile des Uterus sich neuerdings einer besonderen Terminologie bedient. Er bezeichnet als Trophoblast die äußere ektodermale Keimblasenwand, soweit sie nicht zum Aufbau des Embryonalkörpers verwendet wird. Die physiologische Bedeutung desselben sieht er darin, daß in dem Trophoblasten entweder Nahrungsmaterial für die Fruchtblase aufgespeichert oder solches von ihm in den mütterlichen Geweben aufgesucht und zugänglich gemacht wird.

Der Trophoblast deckt an der Area embryonalis stets die Zellen des formativen Ektoderms bei deren erstem Auftreten zu. Er kann sich bei vielen Säugern in einen Plasmoditrophoblasten und Cytotrophoblasten gliedern; durch und unter Anlagerung von parietalem Mesoderm an seinen Innenraum wird er zum Diplotrophoblasten, der dann wieder je nach Anlagerung von Allantois oder Nabelblase zum allantoiden oder omphaloiden Diplotrophoblasten wird. Auch das Bindegewebe des Uterus, mit welchem der Trophoblast in Beziehung tritt, ist vielfach in eigenthümlicher Weise geändert; es wird von HUBRECHT als Trophospongia bezeichnet, dieser Ausdruck deckt sich, wie HUBRECHT selbst angiebt, ziemlich mit dem von NOLF bei der Untersuchung der Fledermaus benutzten Terminus Paraplacenta.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß HUBRECHT ein überaus erfolgreicher Förderer unserer Kenntnisse vom Bau und der Entwickelung der Placenta ist. Die sehr verallgemeinerten Schlußfolgerungen aber, welche er aus seinen Beobachtungen zieht, bedürfen, wenigstens in Hinsicht auf ihre allgemeine Giltigkeit, doch wohl noch weiterer Stütze durch neue Untersuchungen, und bin ich aus diesem Grunde meinerseits bei der älteren Terminologie geblieben. Ausdrücklich warnen muß man aber meines Erachtens vor einer Art der Anwendung, wie sie die vielfach in die Litteratur übergegangene Terminologie HUBRECHT's gefunden hat, bei

der mit dem Terminus Trophoblast schließlich ganz andere Dinge bezeichnet sind, als Hubrecht selbst gewollt hat; wir finden neben dem fötalen schon einen ganz unangebrachten mütterlichen Trophoblasten.

Der Uterus gravidus von Tupaja javanica, den Hubrecht ebenfalls in zahlreichen Exemplaren untersucht hat, zeigt wieder mannigfache Eigentümlichkeiten.

Bei Tupaja bilden sich bereits vor Festheftung der Keimblase in der Uteruswand 2 Wülste, Haftflecke, welche der Hauptsache nach aus Bindegewebe bestehen, das zunächst aber nach Angabe und Abbildungen von Hubrecht von einem sehr wohl erhaltenen Epithel überzogen ist. Entsprechend den 2 Haftflecken entwickeln sich später auch 2 diskoidale Placenten.

Die Art der Anlagerung des Keimes an diese Haftflecke scheint mir nach den Abbildungen von Hubrecht etwas an Talpa zu erinnern.

Wenn der Trophoblast sich an die Uteruswand anlegt, soll aber deren Epithel vergehen und durch den Trophoblasten ersetzt werden.

Aus dem Uterusbindegewebe bildet sich eine Trophospongia, welche vom Trophoblasten durchsetzt wird, wenn dessen Zotten einwachsen. Es können aber nach Angabe des Autors vielfach mütterliche Bindegewebselemente und fötale Zellen einander so ähnlich werden, daß man sie nicht voneinander unterscheiden kann. Ich möchte hierauf besonders hingewiesen haben.

Eine Eigentümlichkeit beschreibt Hubrecht für die Placenta von Tupaja, welche diese mit einigen anderen teilt und welcher Hubrecht besondere Beachtung geschenkt hat. Hubrecht hat in einer Reihe von Placenten Bilder von roten Blutkörpern bekommen, welche nach ihm als Bildungsstufen der Erythrocyten anzusehen sind. Er nimmt auf Grund seiner Beobachtungen an, daß die roten Blutkörper der Säuger sich nicht aus dem Protoplasmakörper sondern aus dem Kerne der kernhaltigen Vorstufe bilden, glaubt, daß dieser Vorgang sich in den Placenten einer Reihe von Säugern — unter anderen eben bei Tupaja — nachweisen lasse, und er betrachtet daher die Placenten als ein hämatopoetisches Organ.

Der beschriebene Modus der Bildung der kernlosen roten Blutkörper soll besonders in dem Abschnitt der Placenta zu beobachten sein, in welchem Trophospongia und Trophoblast sich verbinden. Es sollen die Vorgänge der Blutkörperbildung sich hier auch an beiden Zellformen, an mütterlichen wie fötalen, finden und die neuen Blutkörper sich wesentlich in den syncytialen Massen bilden.

Die reife Tupaja-Placenta stellt nach Hubrecht ein Netzwerk von fötalen Trophoblastlakunen dar, in denen mütterliches Blut kreist und zwischen dessen Lücken sich die fötalen Gefäße einschieben. Eine straffe Lage von mütterlichem Bindegewebe, Trophospongia, bildet den Abschluß der Placenta nach unten, eine lockere scheidet diese von den tieferen drüsenhaltigen Partien des Uterus.

Eine omphaloide Placentation spielt, wie bei den anderen Insectivoren, auch bei Tupaja zeitweilig eine Rolle. Sie findet sich in der Verbindung der Nabelblase mit den Placentarkissen; diese wird aber weiterhin mit der stärkeren Entwickelung der Allantois wieder gelöst und durch die allantoide Placentation ersetzt.

Nach einem von dem der vorstehend geschilderten Insectivorenplacenten durchaus abweichenden Modus baut sich die Placenta von Erinaceus auf, wie wir in erster Linie ebenfalls durch die Untersuchungen von HUBRECHT wissen.

Nach HUBRECHT ist das Ei von Erinaceus sehr klein, wenn es in den Uterus eintritt. Es setzt sich alsbald in einer Nische in der Uteruswand fest, und hinter ihm schließt sich dann der Kommunikationsweg gegen das Cavum uteri, so daß es in einem kleinen abgekapselten Hohlraum liegt. Der Abschluß gegen die Uterinhöhle wird zum Teil durch Blutgerinnsel hergestellt.

In der Fruchtkapsel fehlt das Uterusepithel, und das Ektoderm der kleinen Fruchtblase hat nun Gelegenheit, in eine sehr innige Verbindung mit dem Bindegewebe der Uteruswand zu treten. Dies geschieht unter beträchtlichem Dickenwachstum des Ektoderms, in dem sich gleichzeitig Lakunen bilden. Im Uterusbindegewebe beginnen die Gefäße beträchtliche Erweiterungen zu zeigen, eine Trophospongia zu bilden, und von dieser aus tritt dann mütterliches Blut zwischen die Lücken des Ektoderms, also in den Trophoblasten ein.

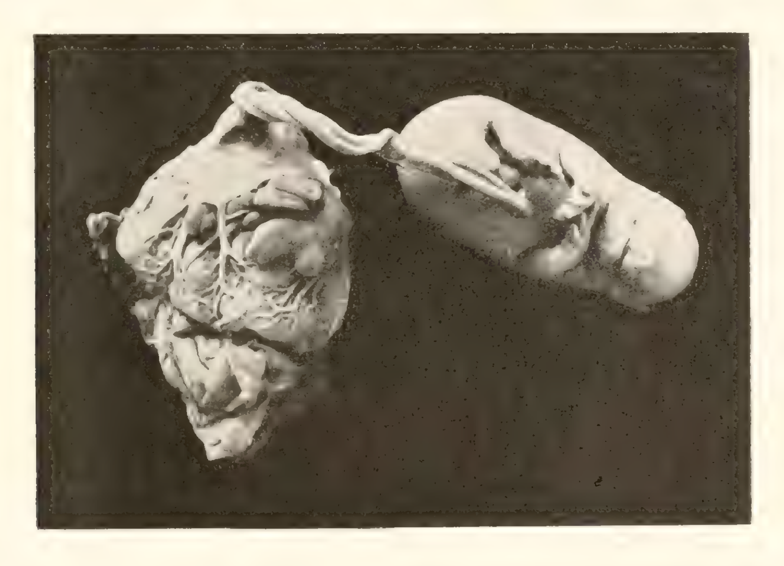


Fig. 185. Foetus und Placenta von Centetes ecaudatus. Seitenansicht. Die Placenta läßt unter ihrem Amnionüberzug die Blutsäcke heraussehen. Vergr. 2 : 1.

Die fernere Ausbildung der Placenta ist dann nach HUBRECHT so, daß auch sie in ihrem Bau wesentlich fötaler Natur bleibt und von der Mutter nur Blut führt. Die älteren Stadien sind nach den Abbildungen von HUBRECHT durch Größe ihrer mütterlichen Gefäße und spärliche Zwischenwände zwischen diesen und den fötalen charakterisiert, und es ist neuerdings mehrfach auf eine besondere Uebereinstimmung hingewiesen, welche die Igelplacenta in dieser Beziehung mit der menschlichen zeige.

Auch beim Igel findet sich zeitweilig eine omphaloide Placentation, die aber später eine Rückbildung erfährt.

Höchst eigenartig ist die Placentation bei Centetes ecaudatus, von dem ich neuerdings eine Anzahl Placenten untersuchen konnte.

Das Eigentümliche der Placenta besteht in großen centralen Blutbeuteln (Fig. 185), welche in unregelmäßiger Anordnung in das Innere der Placenta hineinragen. Unter denselben fehlt ein eigenes Placentargewebe mit Zotten, so daß letzteres in der That auf einen um die Blutbeutel herumgelagerten Ring beschränkt erscheint. In der Flächenansicht tritt das besser hervor als im Seitenbild (Fig. 186).



Fig. 186. Placenta von Centetes. Flächenansicht. Die dunklen Felder in der Mitte sind die Blutbeutel.

Ich habe hiernach an anderer Stelle die Placenta als Placenta discoidalis perforata bezeichnet, weil das Placentarlabyrinth in der That von dem Extravasat vollkommen durchbohrt wird.

Es ist dies meines Wissens der erste Fall, in welchem beutelförmige Blutextravasate an einer diskoidalen Placenta beobachtet sind.

Zu dieser Eigentümlichkeit kommt aber noch eine andere, die ich ebenfalls in dieser Art von anderen Tragsäcken nicht kenne. In mittleren Entwickelungsstadien finde ich die Placenta von einem tiefen Graben umgeben, der durch einen dicken Wulst von epithelialen Zellen ausgekleidet ist. In diesen Wulst senken sich die Ausläufer der Allantoisgefäße ein, deren Zweige vielfach frei durch den Graben hindurch ziehen und tief in den Zellenring vordringen. Ich kann in dieser Anordnung von Chorion und Allantois nur die Anlage einer Placenta einfachster Art sehen, die ich den zottenlosen Halbplacenten zurechnen muß. Man würde also hier eine diskoidale Voll- und eine avillöse Halbplacenta in gleicher Zeit nebeneinander in Funktion sehen.

Von Allantoisentoderm ausgekleidete Fortsätze, die sich wie Drüsen tief in die Placenta einsenken, bezeichne ich als Allantoiskrypten; sie sind für andere diskoidale Placenten bisher ebenfalls nicht beschrieben. Die Centetes-Placenta scheint mir auch von allen bisher untersuchten Insectivoren-Placenten im Bau ihres Placentarlabyrinthes der menschlichen am ähnlichsten zu sein. Die mütterlichen Gefäße desselben bilden hier einen großen intervillösen Raum, in den die Zotten des Chorion hineinhängen, fast genau so, wie man es beim Menschen findet.

Rodentia.

Ganz ungemein wechselnd ist der Bau der discoidalen Placenten der Nager.

Man kann unter den wenigen bisher untersuchten Arten mindestens 4, vielleicht schon 5 Formen unterscheiden, welche in der groben Anordnung durchaus voneinander abweichen.

Die Placenten von Kaninchen, Eichhörnchen, Meerschwein sind leicht zu unterscheiden; ebenso von diesen die Placenten von Maus, Ratte und Hamster, wenn diese letzteren auch unter sich wieder sehr übereinstimmen.

Leider müssen wir gleich zufügen, daß trotz aller Vervollkommnung der Technik die Deutung der Bilder, welche man an Schnittpräparaten von den Nagerplacenten bekommt, auch dann sehr wesentliche Schwierigkeiten macht, wenn der Untersucher über sehr vollständige Reihen von Präparaten verfügt; die Folge ist, daß die wesentlichsten Punkte heute noch in der Diskussion sind.

In ihrem endgiltigen Bau stimmen die Nagerplacenten allerdings in einer Beziehung überein; bei allen tritt in physiologischer Beziehung der Stoffwechsel zwischen mütterlichen und fötalen Gefäßen in den Vordergrund. Ernährung des Fötus im Placentarbezirk durch zerfallendes Gewebe, durch Drüsensekret und extravasiertes Blut ist entweder kaum vorhanden, oder wird nur in gewissen Entwickelungsperioden beobachtet, steht jedenfalls gegen den gleichen Vorgang in anderen Placenten und gegenüber der Ernährung von Gefäß zu Gefäß sehr zurück. Wir sehen dagegen ein ausgebreitetes Netzwerk mütterlicher Gefäße, zwischen dessen Verzweigungen sich die Zotten mit den fötalen Blutgefäßen einschieben; dabei ist es möglich, daß die Scheidewände, welche die beiden Systeme voneinander trennen, bei den verschiedenen Nagern in der reifen Placenta eine gewisse Uebereinstimmung zeigen: die fötalen Gefäße besitzen vielfach eine eigene endotheliale Wand, wo die mütterlichen eine solche vermissen lassen. Das, was die mütterlichen Bluträume umgrenzt, ist eine syncytiale Lage, welche in ihrer Anordnung auch die der fötalen Gefäße bestimmt.

In der allgemeinen Gruppierung der gröberen Gefäße, welche eine gewisse Lappung der Placenten bedingt, weichen die einzelnen Arten beträchtlich voneinander ab.

Ich setze zum Vergleich eine Anzahl von Schnittbildern reifer oder der Reife naher Nagerplacenten untereinander, die alle nur ganz schwach vergrößert sind. Den einfachsten Bau zeigt dabei die reife Placenta des Eichhörnchens, die weder eine besondere Läppchenbildung erkennen läßt, noch den bei vielen Nagerplacenten vorhandenen Unterbau besitzt (Fig. 187). Fast unmittelbar unter der Placenta liegt die Muskulatur.

Fig. 187. Placenta vom Eichhörnchen, fast reif. Schnittpräparat, ganz schwach vergrößert.

Eine eigene Unterlage ist in sehr ausgedehntem Maße in den mittleren und älteren Stadien unter der Placenta des Kaninchens vorhanden (Fig. 188); diese selbst zeigt eine sehr ausgesprochene Gliederung in kleine Läppchen. Letztere sind in der Meerschweinchenplacenta ebenfalls vorhanden (Fig. 189), wo sie auch durch syncytiale Massen voneinander getrennt werden, die aber in der Anordnung durchaus von denen des Kaninchens abweichen. Die Meerschweinplacenta besitzt auch einen Unterbau, aber doch nur geringen Grades.

Mehr noch als in der gröberen Anordnung der Teile in der reifen Placenta weichen diese in dem Entwickelungsgang voneinander ab, den sie durchmachen.

Wenn ich diesen vergleichend bespreche, so möchte ich dabei mit demjenigen der Kaninchenplacenta beginnen; ich kann die Darstellung hier zum Teil auf eigene Erfahrungen gründen.



Fig. 188. Placenta eines älteren Kaninchenembryo. Schnittpräparat. Vergr. wie Fig. 187. *M.M.* Mesometrium.

Außerdem liegen für das Kaninchen auch sonst eine ganze Reihe von mehr oder minder ausführlichen Untersuchungen vor, von denen von älteren vor allem die bei Langhans gearbeitete von Godet, dann die von Masquelin und Swaën sowie die von Mauthner hervorzuheben sind. Die ausführlichste und konsequent über alle die wichtigeren Entwickelungsstadien durchgeführte Arbeit ist die Monographie von Duval. Dazu kommen Abhandlungen von Kossmann, eine größere Arbeit von Maximow und neuerdings eine Untersuchung von Marchand. In ihren Auffassungen weichen diese Autoren allerdings sehr wesentlich voneinander ab.



Fig. 189. Placenta. Meerschwein, fast reif. Schnittpräparat. Vergr. wie Fig. 187.

Wenn die Fruchtblasen in den Uterus eingetreten sind, findet man die Schleimhaut in eine Reihe von Längsfalten gelegt, die ziemlich stark und gleichmäßig in das Innere des Uterus vorspringen. Von diesen fangen die an der mesometralen Seite belegenen etwa am

6. oder 7. Tage der Gravidität an zu wuchern und treten auf dem Querschnitt des Uterus als Vorsprünge sehr deutlich gegenüber den kleiner bleibenden hervor.

Noch ehe die erste Vereinigung der Fruchtblase mit dem Uterus erfolgt, gehen Veränderungen im Bindegewebe sowohl als im Epithel der Schleimhaut vor sich. Die einen bestehen in dem Auftreten von eigentümlichen Zellscheiden um einen Teil der mütterlichen Gefäße, Zellscheiden, welche durch den Gehalt ihrer Zellen an Glykogen charakterisiert sind. Diejenigen des Epithels in der Bildung eines Syncytium von einer Mächtigkeit, wie man es sonst in gleicher Weise nicht häufig in Placenten findet.

An die so umgewandelte Schleimhaut legt sich dann die Fruchtblase an, nachdem auch an dieser im Bereich eines an das Hinterende des Embryo ringförmig umgebenden Feldes sich das Ektoderm der Keimblase ausgiebig verdickt hat.

Diese Verdickung ist als Ektodermwulst seit langem bekannt, wohl zuerst von KÖLLIKER beschrieben.

Die Vereinigung von Keimblase und Uterus habe ich nach früheren Untersuchungen so aufgefaßt, daß ich annahm, das syncytiale Uterusepithel breite sich von kleinen cirkumskripten Stellen aus gleichsam fließend über den aus getrennten Zellen bestehenden Ektodermwulst und durch Vermittelung dieser syncytialen Zwischenlage werde die Vereinigung der Teile hergestellt.

Diese Angabe hat sehr lebhaften Widerspruch von DUVAL gefunden, welcher die Zusammensetzung des Ektodermwulstes aus einer plasmodialen oberen und einer unteren Schicht behauptet, deren Zellen sich in scharfer Abgrenzung gegeneinander absetzten.

Während das Uterusepithel zu Grunde ginge, solle die obere Ektodermlage, der Plasmodiblast, eine Schicht formieren, in welcher sich Hohlräume bildeten, die mütterliches Blut aufnähmen. In diese hinein schieben sich dann von der tiefen Ektodermlage, dem Cytoblasten, die Zotten, welche mit und durch Anlagerung der Allantois ihren Bindegewebskern bekämen.

Es ist das eine Anschauung über den Placentarbau, auf welche DUVAL auch den der anderen von ihm untersuchten Nagerplacenten zurückführt, welche übereinstimmt mit seiner Auffassung vom Bau der Raubtier- und der Chiropterenplacenta und welche sich durchaus mit denjenigen von HUBRECHT und VAN BENEDEN (s. u.) deckt.

Von neueren Untersuchern steht OPITZ auf Seite von DUVAL, KOSSMANN hält durchaus an der Beteiligung des Uterusepithels, das syncytial umgewandelt wird, an dem Aufbau der Placenta fest.

Auch MARCHAND und MAXIMOW, welche allerdings wieder selbst in ihren Anschauungen nicht miteinander übereinstimmen, weichen von den Angaben von DUVAL ab.

Was zuerst die Anlagerung der Fruchtblase anlangt, so beschreiben MARCHAND und MAXIMOW, wie DUVAL, daß der Ektodermwulst aus zwei Schichten bestehe, der oberen plasmodialen und der unteren cytoblastischen; aber, und das würde gegen DUVAL gehen, das ektodermale Plasmodium ist nach MARCHAND nicht von Bestand, jedenfalls liefert es nicht wie DUVAL will, endothellose, mütterliche Bluträume. Die Bluträume werden vielmehr gebildet, indem die vorhandenen mütterlichen Gefäße mit ihren Glykogenscheiden sich erweitern und sich verbinden mit

Räumen, welche sich innerhalb des nicht plasmodialen Ektodermes bilden und welche sekundär von dem mütterlichen Endothel austapeziert werden.

Maximow, der zuerst ein frühes ektodermales Plasmodium ganz leugnete, giebt jetzt ein solches zu und nimmt an, daß die Bluträume sich zum Teil aus dem Ektoderm bildeten, zum Teil aus den ursprünglichen Gefäßen der Mutter beständen. Sie seien dann so gebaut, daß sie in der Tiefe mütterlich mit allerdings modifiziertem Endothel, an der Oberfläche fötal ohne Endothel wären; was die Gefäße hier auskleide, sei plasmodiales Ektoderm.

Mit der Anlagerung der Allantois an das Chorion wird dieses dann vaskularisiert.

Man sieht, daß trotz aller Sorgfalt der Untersuchungen die Meinungen noch sehr auseinandergehen.

Die Allantois bleibt beim Kaninchen klein und überschreitet den Bereich der Placenta nicht.

Am Längsschnitt durch eine Fruchtkammer aus dem Anfang der 3. Woche der Gravidität (Fig. 190) reicht sie mit ihren Seitenrändern nicht über den Außenrand der in dieser Ansicht aus 2 Lappen bestehenden Placenta heraus. Sie ist ähnlich wie diejenige bei Talpa,

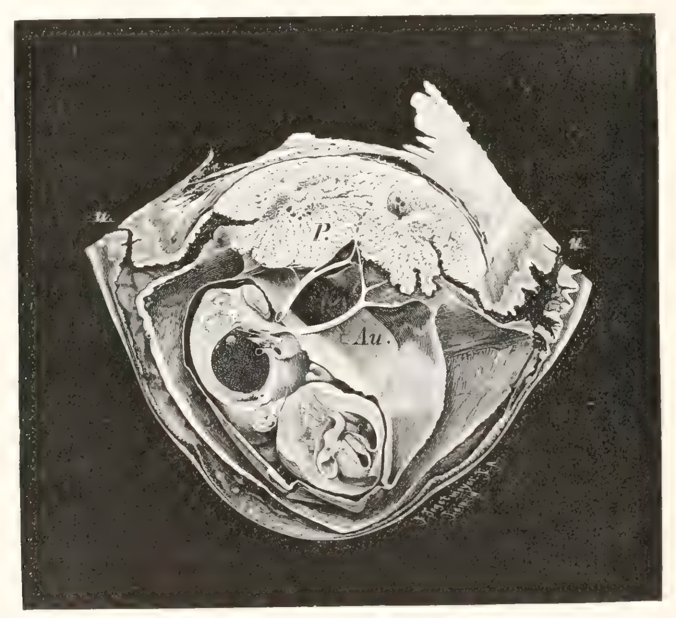


Fig. 190. Uterus gravidus, Kaninchen; Längsschnitt. *U.U.* Uteruslumen neben der Fruchtkammer. *P.* Placenta. *All.* Allantois.

Erinaceus und anderen von blattförmigen Septen, Wandduplikaturen, durchzogen, welche die Umbilicalgefäße gegen die Mitte der Placenta herüberleiten.

Die Figur zeigt zugleich die Abteilungen, in welche die Placenta zerfällt, eine tiefe Furche trennt die beiden Hälften voneinander.

Die reife Placenta läßt von der Fläche her eine eigentümliche Felderung erkennen, die namentlich an Injektionspräparaten mit be-

sonderer Deutlichkeit hervortritt (Fig. 191), da sie zum Teil direkt durch die Anordnung der Blutgefäße bedingt ist.

Wie Schnittpräparate lehren, ist die Placenta durch syncytiale Straßen, denen die größeren Gefäße folgen, in lauter kleine, wie Knospen gestaltete Läppchen gegliedert. In ihrem Inneren sind die Gefäße so angeordnet, daß sie, von der einen Fläche des Läppchens aus in dieses eintretend, dasselbe längs durchziehen.



Fig. 191. Kaninchenplacenta, reif; injiziert. Flächenansicht. Nat. Gr.

Die einzelnen Zotten, welche die fötalen Gefäße führen, stellen dabei, wie schon Eschricht und Bischoff wußten, kleine Blätter dar, welche die von Endothel ausgekleideten fötalen Gefäße führen. Im Längsschnitt erscheinen die Blätter als gleichmäßige feine parallele Streifen (Fig 191a), während sie im Querschnitt eigentümliche mäandrische Figuren bilden.

Das mütterliche Blut cirkuliert bei der reifen Placenta nach Duval in ganz dünnwandigen syncytialen Röhren, und dies Syncytium bildet zugleich die äußerst dünne Scheidewand des mütterlichen Blutes gegen die nur aus Endothelröhren bestehenden fötalen Gefäße.

Die Nabelblase erreicht beim Kaninchen eine ziemliche Ausdehnung. Sie liegt der Innenfläche des Chorion in dem ganzen nicht von der Allantois eingenommenen Abschnitt an und wird mit der Vergrößerung des Embryonalkörpers und der entsprechenden Ausdehnung des Amnion vollkommen plattgedrückt. Auf ihrer embryonalen (oberen) Fläche erhält sich das Netzwerk der Vasa omphalo-meseraica dauernd. Die distale, dem Chorion anliegende Fläche verdünnt sich außer-



Fig. 191a. Kaninchenplacenta; Schnittpräparat. Placentarläppchen mit den Längsdurchschnitten der blattförmigen Zotten.

ordentlich und scheint später ganz zu schwinden. Dann liegt die obere Wand der Nabelblase mit ihren Gefäßen der Uteruswand, die hier ihr Epithel größtenteils verliert, direkt an und kann wohl auch Nährmaterial aus ihr aufnehmen.

Eigentümliche, außerordentlich große Zellen, die in der zweiten Hälfte der Gravidität in diesem Teil der Uteruswand erscheinen, und kurz ante partum verschwinden (monstre cells von Minot), sind bisher von den Autoren weder in ihrer Herkunft, ob bindegewebig oder epithelial, noch in ihrer morphologischen und physiologischen Bedeutung nach Wunsch klargestellt. Nach meinen eigenen Beobachtungen muß ich ihre bindegewebige Abkunft annehmen.

Gegen Ende der Gravidität beobachtet man auch beim Kaninchen eine Erscheinung, welche sich bei anderen Nagern noch auffälliger findet, eine Vorbereitung gewissermaßen auf den Wurf oder vielmehr eine Regeneration der in der That sehr veränderten Schleimhaut derart, daß in dem der Placenta gegenüberliegenden Teil der Fruchtkammer — der Obplacenta Minot's — sich das Uterusepithel wieder zu Cylinderzellen regeneriert und daß vom Rande der Placenta her sich eine Schicht von Cylinderzellen unter die Placenta schiebt, so daß diese schließlich nur an einem Stiel hängt, der die zu- und ableitenden Gefäße führt; die Teile der Placenta neben dem Stiel können sogar auf ihrer Unterfläche von Epithel überzogen sein.

Wird inter partum der Eisack gelöst und dann ausgestoßen, so ist mit der Kontraktion des Uterus sofort eine vollkommen regenerierte Uterusinnenfläche geschaffen, in welcher selbst die Placentarstellen zu finden manchmal Mühe machen kann. Für eine direkt wieder anschließende Begattung, Befruchtung und Gravidität sind so natürlich die besten Bedingungen geschaffen.

Einen vollkommen anderen Entwickelungsgang nimmt die Placenta bei den Embryonen der Nager mit invertierten Blättern, also bei Subungulaten und Muriden; und ebenso ist das Bild der reifen Placenta bei diesen Tieren durchaus abweichend von demjenigen, welches man beim Kaninchen findet. Duval, der zusammenhängende Untersuchungen über den Verlauf der Entwickelung dieser Placenten angestellt hat, glaubt jedoch, die fertige Placenta in ihrem Aufbau in der gleichen Weise beurteilen zu müssen wie diejenige des Kaninchens.

Schon mit ganz schwacher Vergrößerung oder selbst ohne solche erkennt man an der Meerschweinplacenta auf der Schnittfläche eine eigentümliche Felderung (Fig. 192). Dieselbe ist bedingt durch Massen von Syncytium, welche die gröberen fötalen und auch die mütterlichen Gefäße enthalten; in den Lappen, welche sie abgrenzen, liegen die kleineren Gefäße, sie entsprechen dem Labyrinth der Raubtierplacenten. In der Anordnung ihrer feineren Gefäße erinnern die mittleren Abschnitte dieser Lappen etwas an gewisse Formen von Leberläppchen (Fig. 189).

Nach Duval soll nun in ihrem feineren Aufbau diese Placenta insofern mit der des Kaninchens (und vieler Insectivoren sowie der Chiropteren) übereinstimmen, als die mütterlichen Gefäße eine eigene Wandung nicht besitzen, vielmehr das mütterliche Blut in Räumen cirkuliert, die von einem Blutsyncytium gebildet werden; dies Syncytium sei ektodermaler Natur und trenne die fötalen, aus Endothelröhren bestehenden Gefäße vom mütterlichen Blut.

Auch der Entwickelungsgang dieser Nagerplacenten weicht total von dem der Kaninchenplacenta ab.

Das Ei ist bei seinem Eintritt in den Uterus ganz außerordentlich klein. Es setzt sich bei Maus und Ratte in einem Divertikel der Uterinhöhle fest, beim Meerschwein durchbricht es nach Graf SPEE das Uterusepithel und bettet sich in das Bindegewebe der Schleimhaut ein.

Das Divertikel, in welchem das Ei bei Maus und Ratte liegt, wird gegen die Uterinhöhle abgeschlossen, und da es bald kein Epithel mehr erkennen läßt, so kann man jedenfalls sagen, und damit stimme ich trotz meiner sonst abweichenden Auffassung über Nagerplacenten durchaus überein, daß bei diesen Tieren das Uterusepithel keine Rolle bei dem Aufbau der Placenta selbst spielt.



Fig. 192. Uterus gravidus, Meerschwein; spätere Graviditätszeit. Längsschnitt.

Letztere bildet sich nach DUVAL, indem von dem Ektoderm des Eies ein erst kleiner, dann größerer Zapfen geliefert wird, in welchem Räume auftreten, die weiterhin von sich eröffnenden Blutgefäßen der Mutter Blut bekommen und zu den mütterlichen Placentargefäßen (mit fötaler ektodermaler Wand) direkt umgewandelt werden. Der Ektodermkegel verbindet sich dabei innig mit dem Bindegewebe der verdickten Uterusschleimhaut und wird andererseits von den vom Ei aus in ihm einwachsenden Allantoisgefäßen vaskularisiert. So bildet er die eigentliche Grundlage für die Placenta, indem er die fötalen Gefäße von dem in seinen Maschen kreisenden mütterlichen Blut trennt oder, wenn man will, beide Gefäßsysteme miteinander verbindet.

Einige Erfahrungen habe ich auch über den Uterus gravidus von Sciurus zu sammeln Gelegenheit gehabt, die wenigstens ausreichen, um festzustellen, daß hier ein sowohl vom Kaninchen als von den Nagern mit Inversion abweichender Typus besteht.

Neben Uteris, die ich der großen Liebenswürdigkeit des verstorbenen Kollegen BORN verdanke, die mir aber in Bezug auf Frische der Konservierung etwas verdächtig sind und somit nur für die

Beurteilung der gröberen Formverhältnisse in Frage kommen konnten, besitze ich 3 Uteri, die ich selbst dem eben getöteten Tier entnommen habe, ein Keimblasenstadium mit erster Anlagerung, eines aus der Mitte der Gravidität und eines dicht ante partum.

Das erste zeigt, daß zur Zeit, wenn die Keimblase sich mit dem Uterus verbindet, dieser noch sein unverändertes Epithel besitzt, Syncytium weder auf der einen noch auf der anderen Seite vorhanden ist. Das zweite, daß in mittleren Stadien eine sehr eigentümlich gestaltete und mir in dieser Art von keinem anderen Nager bekannte, baumartig verästelte Form von Zotten vorkommt, die in entsprechend gebildeten Vertiefungen der Uteruswand sitzen. Daß der Hohlraum der Allantois auffällig klein ist, hat auch Fleischmann an einem ähnlichen Präparat beobachtet.

Das letzte endlich zeigt eine im Verhältnis zum Fruchtsack nicht gerade große, diskoidale Placenta. Diese weicht in der Anordnung der Zotten insoweit von den bisher besprochenen Nagerplacenten ab, als die Zotten an den Schnitten lediglich als feine Straßen erscheinen, die sich nach allen möglichen Richtungen durch die Placenta hindurchziehen; ich möchte nach den Schnitten fast glauben, daß es sich um ziemlich engmaschige Netze handle, bin aber nicht in der Lage, ohne Rekonstruktion etwas Sicheres aus den Präparaten abzulesen.

Die mütterlichen Gefäßräume sind viel größer, als ich sie an anderen Nagerplacenten finde, und in ihrem Inneren von einem hohen Endothel ausgekleidet; sie gehen nicht gerade durch die Placenta hindurch, sondern scheinen mir auch ein Netzwerk zu bilden.

Eine Gliederung der Placenta in Läppchen, wie sie bei Kaninchen und Meerschwein vorkommt, fehlt hier. Ebenso die dicke eigenartig gebaute Unterlage dieser Placenten; die Placenta des Eichhörnchens sitzt auf einer relativ dünnen Lage von großen Zellen auf, in denen wohl auch die Ablösung der Placenta inter partum stattfindet. Während bei vielen Nagern die Uteruswand gegenüber der Placenta schon früh eine weitergehende Regeneration erfährt, ist dieselbe beim Eichhorn bei Föten, welche dicht vor dem Wurf stehen müssen, in ihren Epithelien noch keineswegs wieder regeneriert.

Der reifen Hamsterplacenta fehlt ebenfalls die Gliederung in Läppchen; sie läßt sich aber leicht von der Eichhornplacenta unterscheiden, abgesehen von anderem, dadurch, daß ihre mütterlichen Gefäße inmitten der Placenta viel kleiner sind, und daß dieselben ebenso wie die Zotten die Placenta vorwiegend in senkrechter Richtung durchsetzen.

Auch die Placenten des Ziesel, Spermophilus citillus, die Fleischmann untersucht hat, weichen jedenfalls in ihrem Entwickelungsgang auch wieder von den eben beschriebenen Formen ab, wahrscheinlich auch noch andere zum Teil ebenfalls von Fleischmann beobachtete Nagerplacenten.

Chiroptera.

Die Placentarbildung der Fledermäuse ist von einer Reihe von Autoren behandelt; eingehend von Frommel, dessen Untersuchungen über die Placenta von Myotus murinus durch eine größere Zahl von besonders schön ausgeführten großen Tafeln illustriert werden; ferner sind die Arbeiten von Van Beneden und dessen Schüler Nolf sowie

die von DUVAL über Vespertilio murinus zu nennen, endlich die von GÖHRE bei SELENKA bearbeitete Placentarentwickelung von Pteropus edulis, dem Kalong. Hierzu kommen neuerdings kurze Mitteilungen von VAN DER STRICHT über die Placentation von Vesperugo noctula.

Im allgemeinen sind die Autoren für die Chiropterenplacenten wohl darin einig, daß bei dem Aufbau derselben das Epithel des Uterus keine Rolle spielt.

FROMMEL schildert die erste Verbindung des Chorion mit der Uteruswand ähnlich, wie man dieselbe bei einzelnen Insectivoren findet: das Auftreten von kleinen ektodermalen Zotten, die von innen vas-

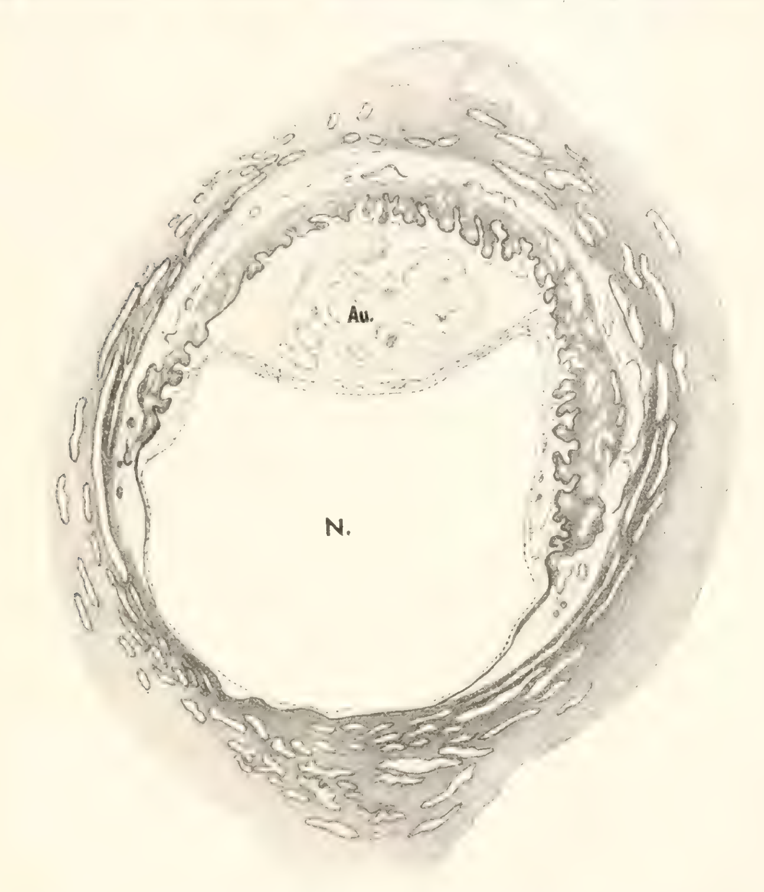


Fig. 193. Uterus gravidus von Vespertilio murinus. Schnittpräparat; Querschnitt durch Embryo und Placenta. Nach FROMMEL; verkleinert. *All.* Allantois. *N.* Nabelblase.

kularisiert werden und sich an ihrer Außenfläche mit der Uteruswand verbinden, welche während dieser Zeit ihr Epithel verliert. Schnitte durch den Uterus gravidus aus dieser Zeit gewähren ein sehr übersichtliches Bild.

Fig. 193 giebt einen Durchschnitt durch Uterus und Embryo aus einem Entwickelungsstadium wieder, in welchem der Embryo eben

im Begriff ist, sich mit seiner Allantois an die Innenwand des Chorion zu legen.

Dieses hat überall schon kleine Zotten entwickelt, die sich in die Uteruswand einsenken; die Allantois ist so klein, daß sich die ihr anliegenden Zotten noch nicht vaskularisiert haben. Wohl ist dies aber durch einen Teil der Gefäße von der Wand der Nabelblase geschehen, so daß man von einer Nabelblasenplacenta in dieser Zeit reden darf.

Wenn die Zotten stärker wachsen und sich in das Uterinbindegewebe einsenken, soll dieses ein Syncytium bilden, in welchem sich die mütterlichen Gefäße rapide entwickeln; sie liefern zeitweilig einen großen Blutsinus, der später wieder in einzelne Abteilungen zerfällt; neben seinen anderen physiologischen Funktionen ist er auch als hämatopoetisches Organ wirksam.

Die belgischen und französischen Autoren stehen in ihrer Auffassung auf einem anderen, ziemlich gemeinsamen Standpunkt.

Ueber den allgemeinen Gang der ektoblastischen Placentarbildung stimmen die Beobachtungen von Nolf und Duval in vielen wesentlichsten Punkten und darin überein, daß sie in der Hauptsache auf dem von Duval für so viele andere Placenten vertretenen Standpunkt stehen, daß die gesamte Placenta in ihrem geweblichen Aufbau ein fötales Gebilde darstellt.

Duval sowohl wie Nolf beschreiben für ganz frühe Stadien bereits eine Scheidung des Ektodermes in Plasmodiblast und Cytoblast. Von diesen beiden Lagen bildet der Plasmodiblast die Verbindung mit der Uteruswand; er wird von hier aus durch die mütterlichen Gefäße, welche nach Nolf eigenartige Veränderungen in ihrer Wand zeigen, vaskularisiert und nimmt von der anderen Seite die von dem Cytoblasten gebildeten ektodermalen Zotten auf.

Die letzteren bekommen von der Allantois ihre Gefäße, und damit ist dann die eigentliche Placentaranlage fertig.

In den ältesten von Nolf beschriebenen Entwickelungsstadien besitzen die mütterlichen Bluträume keine besondere Wand; das mütterliche Blut cirkuliert in den plasmodialen, ektodermalen Räumen, und nur dies Plasmodium scheidet sie von den Endothelröhren, als welche die fötalen Gefäße die Placenta durchsetzen.

Auch die Schilderung, welche Van Beneden ganz neuerdings von der Entwickelung der Fledermaus giebt, deckt sich vollkommen mit der früheren seines Schülers Nolf.

Gegen Ende der Gravidität wird durch Unterminierung der Placenta in ähnlicher Weise wie bei einzelnen Nagern die Ablösung derselben vorbereitet.

Van der Stricht beschreibt wesentlich frühe Stadien: er findet, daß schon an dem Ei, das eben in die Uterinhöhle eingetreten und an dem noch keine Furchungshöhle vorhanden ist, sich 2 Lagen von Zellen gegeneinander absetzen, von denen die eine, der Ectoblaste placentaire, lediglich zur Bildung der Außenwand der Keimblase und zum Aufbau der Placenta verwendet wird, während der andere Ectoblaste embryonnaire, die embryonalen Teile des Ektoderms und das Entoderm liefert.

Der Ectoblaste placentaire beginnt eine sehr lebhafte Vermehrung seiner Elemente und wird rasch von der Uteruswand umschlossen, welche dabei ihr vorher vorhandenes Epithel vollkommen einbüßt.

An dessen Stelle tritt über dem einen Keimblasenpol eine sehr lebhafte Wucherung des Ectoblaste placentaire ein, die zur Bildung eines dicken Polsters führt, die Einleitung für den Plasmoditrophoblast. Jedenfalls kann nach diesen einleitenden Vorgängen die Placenta sich in der Hauptsache nur noch ohne Beteiligung des Uterusepithels entwickeln.

Höchst eigenartig ist die Entwickelung der Placentarform bei Pteropus, wo nach GÖHRE die Placenta zeitweilig eine kleine Glocke darstellt, die durch einen kurzen Stiel mit der Uteruswand verbunden ist (Fig. 194); später plattet sich die Placenta ab und lagert sich

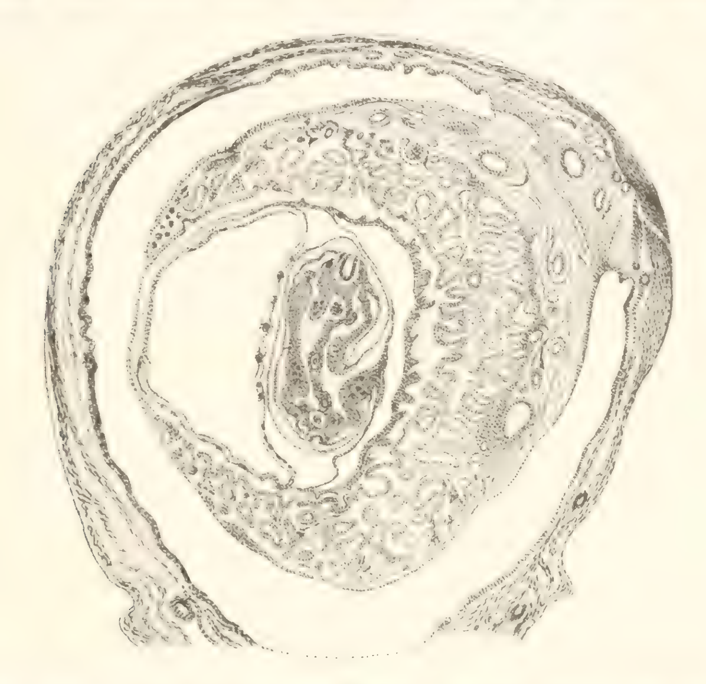


Fig. 194. Uterus gravidus vom Kalong, Pteropas edulis; Schnittpräparat. Querschnitt durch Embryo und Uterus. Nach GÖHRE.

dabei so an die Uteruswand an, daß der ursprünglich vorhandene, beide trennende Spalt vergeht und die diskoidale Placenta nun dem Uterus in gleicher Weise aufsitzt, wie wir das sonst bei diskoidalen Placenten sehen.

Primates.

Die Placenten der Primaten zeigen, soweit dieselben bislang untersucht sind, in dem Aufbau ihrer vorgeschrittenen Entwickelungsstadien eine sehr weitgehende Uebereinstimmung.

Wenn eine solche auch in dem Entwickelungsgang geringer zu sein scheint als in der fertigen Placenta, so können wir doch annehmen, daß das, was wir von der Placentarentwickelung einzelner Primaten wissen, uns wenigstens einige Schlußfolgerungen auf diejenige anderer erlaubt. Immerhin müssen wir aber vorsichtig sein

und dürfen nicht vergessen, daß diese Vergleichungen vorerst nur einen Aushilfswert haben.

Gerade bei der Behandlung der Primaten-Placenten spielt aber die Vergleichung insofern eine gewisse und nicht unberechtigte Rolle, als wir von keiner derselben eine vollkommene Reihe von Entwickelungsstadien besitzen. Die Autoren versuchen dann natürlich, um ein Gesamtbild zu erhalten, ein solches durch Zusammenstellung entsprechender Entwickelungsstadien verschiedener Arten zu bekommen.

Namentlich ist die Vergleichung herangezogen, um aus der Untersuchung von Placenten der Affen das zu ergänzen, was uns an Kenntnissen von der menschlichen Placenta fehlt.

Leider aber sind auch für die Placenten der Affen ebenso wie für die des Menschen die allerersten für die Auffassung mancher der Formverhältnisse entscheidenden Stadien unbekannt.

Wie oben bereits bemerkt, schlägt HUBRECHT neuerdings vor, auch Tarsius spectrum zu den Primaten zu stellen. Die Embryonalhüllen von Tarsius zeigen ja allerdings mancherlei Uebereinstimmung mit derjenigen von Primaten, die Placenta dagegen viel weniger; es fehlt ihr jedenfalls der für die übrigen bisher bekannten Primaten charakteristische große mütterliche Blutsinus, in den die fötalen Zotten eintauchen. Nach den Abbildungen von HUBRECHT gleicht die fertige Tarsius-Placenta mehr der mancher Insectivoren als derjenigen von Primaten.

Affenplacenten.

Unsere Kenntnisse über den Bau von Affenplacenten, soweit sie neueren Datums sind, gründen sich in erster Linie auf Untersuchungen von TURNER, denen sich solche von WALDEYER und SELENKA angeschlossen haben. SELENKA ist es auch, dem wir Mitteilungen über frühe Entwickelungsstadien in einiger Anzahl verdanken; neuerdings liegt auch eine Arbeit von KOLLMANN vor.

Die amerikanisehen Affen entwickeln eine diskoidale Placenta: die Schwanzaffen der alten Welt neben einer dorsalen (primären, SELENKA) eine ventrale (sekundäre). Eine halbschematisierte Figur von SELENKA (Fig. 195) veranschaulicht die Entstehung einer solchen Placenta, eine andere (Fig. 196) giebt einen Foetus von Semnopithecus Maurus mit seinen vollentwickelten Placenten wieder.

Die Ausbildung der ventralen Placenta kann als Varietät ausbleiben. Die Anthropoiden bilden eine sekundäre Placenta nur als transitorisches Organ, während der ersten Zeit der Gravidität, außerdem noch tertiäre, ebenfalls nur anfänglich vorhandene Zotten zwischen den beiden ersten Anlagen, so daß das Chorion zeitweilig diffus mit Zotten besetzt ist. Die Fruchtblase liegt außerdem bei ihnen nicht in der freien Uterinhöhle, sondern ist durch eine Decidua capsularis von dieser abgeschlossen. Die Anthropoiden stimmen also in diesen wesentlichen Punkten mit dem Menschen überein.

Die Arbeiten von TURNER und WALDEYER betreffen entwickelte Placenten.

TURNER, bei welchem sich auch die ältere Litteratur über Affenplacenten citiert findet, hat vor allem über eine fertige Placenta von Macacus cynomolgus eingehend berichtet, in einem Anhang auch noch solche von Cercopithecus fuliginosus und Cynocephalus mormon beschrieben, WALDEYER eine solche von Inuus nemestrinus.

Waldeyer schließt sich dabei in den wesentlichen Punkten an Turner an, nur in wenigen weicht er ab.

Er schildert für Inuus die Placenta – und das muß gegenüber den bisher besprochenen Formen der diskoidalen Placenten und mit

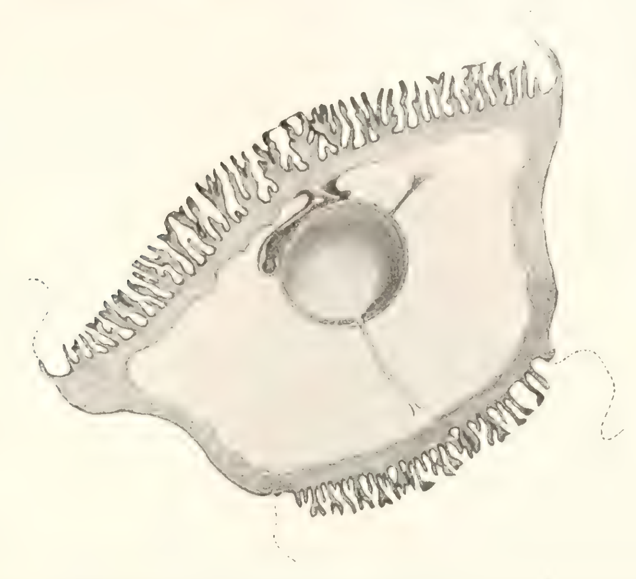


Fig. 195. Fruchtblase von Cercocebus cynomolgus mit der Anlage von dorsaler und ventraler Placenta. Halbschematisch. Nach Selenka.

dem Ausblick auf die weiter zu betrachtende menschliche jetzt besonders hervorgehoben werden — als einen großen, gegen die uterine Seite von Decidua basalis, gegen den Foetus zu vom Chorion begrenzten mütterlichen Blutsinus. Das Chorion ist an seiner placentaren Fläche besetzt mit büschelförmig verzweigten Zotten. Diese durchsetzen den Placentarraum, teils frei in demselben endend, teils als Haftzotten sich in Decidualvorsprüngen verankernd. Nach den Abbildungen von Turner weichen die Zottenbüschel in ihrer Form etwas von den menschlichen ab, und Waldeyer hebt hervor, daß die einzelne Zotte schlanker wäre. Am Placentarrande schiebt sich die Decidua mit einem Schlußring unter das Chorion; im Inneren des Placentarraumes ist sie an ihrer freien Fläche von einem Endothel überzogen.

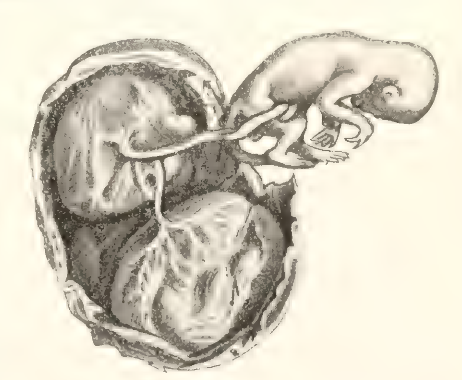


Fig. 196. Foetus und Placenten von Semnopithecus Maurus. Nach Selenka.

Der placentare Blutsinus bekommt, wie Waldeyer in Bestätigung Turner'scher Beobachtungen angiebt, sein Blut durch zuleitende

Uterusarterien und giebt es an entsprechende Venen wieder ab. Uterindrüsen oder deren Reste findet Waldeyer im Bereich der Placenta oder in deren Nähe nicht.

Besondere Erwähnung im Hinblick auf die Verhältnisse der menschlichen Placenta verdient, daß bei Inuus die Placenta auf eine Submucosa uteri aufgelagert ist. Abgesehen von letzterem Punkt ist also die Uebereinstimmung der entwickelten Inuus-Placenta mit der menschlichen eine sehr große.

Auch Selenka hat eine Anzahl von reifen Affenplacenten beschrieben. Neben solchen ist er aber auch in der Lage gewesen, eine ganze Reihe früher Stadien von Affen-Fruchtblasen und deren Verbindung mit der Uteruswand untersuchen zu können, und seine Mitteilungen nach dieser Richtung sind von dem allergrößten Interesse.

Bis jetzt liegen genauere Darstellungen vor von je einer Fruchtblase von Hylobates concolor sowie von Hylobates Rafflesi. Ferner eine solche von Semnopithecus nasicus und zwei von Cercocebus cynomolgus.

Die Gibbon-Fruchtblasen zeigen große Uebereinstimmung mit jungen menschlichen; nur sind die Zotten auf ihrer Oberfläche spärlicher. Sie liegen in eine besondere Fruchtkammer eingeschlossen (Fig. 197).

Fig. 197. Fruchtblase von Hylobates Rafflesi im Uterus. Fruchtblase im ganzen mit Fenster im Chorion; Uterus im Schnitt. Nach Selenka. *C.* Dec. capsularis. *U.* Uteruswand. *F.* Fruchtblase.

Genauer als bei diesen ist die Verbindung der Fruchtblase mit der Uteruswand bei den Schwanzaffen beschrieben.

Die erste Vereinigung der Fruchtblase mit dem Uterus findet bei allen Primaten, die bisher untersucht sind, in einer außerordentlich frühen Zeit statt. Ein Embryo von Semnopithecus nasicus, welchen Selenka beschreibt, besitzt noch keine Urwirbel; er ist das jüngste

bisher von Primaten bekannte Objekt. Trotzdem giebt er über die allerersten Anlagerungsvorgänge schon keine Auskunft mehr.

Die kleine Fruchtblase trägt auf der über dem Embryonalkörper gelegenen Seite schon sehr dicke, starke Zotten. Dieselben zeigen auf einem noch gefäßlosen Kern von Mesoderm eine Schicht LANGHANSscher Zellen (s. u.), welche nach SELENKA's Abbildung (Fig. 198) an den Basen der Zotten einfach ist, nach den Spitzen derselben aber an Mächtigkeit rasch zunimmt. Die Zellschicht ist überzogen von einem Syncytium, das zwischen den Zottenbasen schon Blutlakunen einschließt — ein intervillöser Raum ist also vorhanden — und an deren Spitzen ebenfalls in ein Balken- und Netzwerk übergeht.

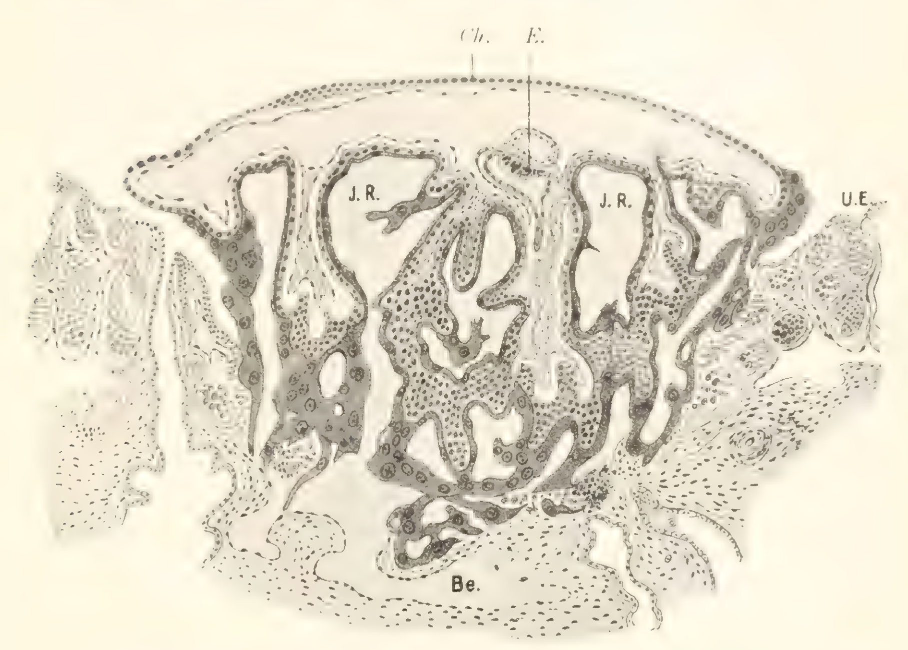


Fig. 198. Fruchtblase von Semnopithecus nasicus; Schnittpräparat. Anlagerung an die Uteruswand. Nach SELENKA. *Ch.* Chorion. *E.* Embryo. *I.R.* intervillöser Raum. *Be.* uterines Blutgefäß. *U.E.* Uterusepithel.

Leider ist SELENKA nicht in der Lage, über die Herkunft des Syncytium und der Bluträume sichere Angaben machen zu können; die Frage bleibt offen. SELENKA nimmt aber als möglich an, daß das Syncytium dem Uterusepithel entstammt.

Von dem letzteren sagt er, daß es jedenfalls eine Rolle bei der frühzeitigen Placentation der Primaten spiele. Er findet es neben der Fruchtblase in eine dicke Zellenlage umgewandelt.

Die Keime von Cercocebus zeigen beide Placenten in erster Anlage; die Verhältnisse sind denen von Semnopithecus offenbar ähnlich. Die Figur, welche SELENKA giebt, ist aber nicht so instruktiv wie die von Semnopithecus.

Wenn wir auch annehmen müssen, daß die Anlagerungsverhältnisse der Fruchtblase an den Uterus beim Menschen etwas anders ablaufen werden als bei den bisher untersuchten Affen, so sind doch

die Präparate von SELENKA als Vergleichsobjekte außerordentlich wertvoll. Ich weise dabei namentlich auf die Beobachtungen SELENKA's über die Bauverhältnisse des Syncytium hin, trotzdem ja auch diese wie so manche früheren eine Entscheidung in der viel umstrittenen Frage nach der Herkunft noch nicht geben. Wir kommen auf die Bedeutung derselben unten zurück.

Die menschliche Placenta.

Unsere Kenntnisse über den Bau der menschlichen Placenta haben im Laufe der letzten 2 Jahrzehnte mancherlei Erweiterungen erfahren.

Namentlich die letzten Jahre haben die Bearbeitung eine Anzahl neuer seltener Präparate gebracht.

Trotzdem müssen wir uns sagen, daß auch heute noch eine Reihe von wichtigen Fragen der Erledigung harrt. Viele der neuen Präparate geben mehr eine Grundlage für weitere Arbeit als eine Entscheidung schwebender Differenzen.

Namentlich ist es ein Umstand, mit dem wir zu rechnen haben: es fehlt trotz aller Arbeit und trotz überreichen Materiales, welches die zahlreichen Untersucher zusammengebracht haben, noch das Fundament, welches durch die ersten Entwickelungserscheinungen gegeben werden muß.

Zwar haben wir Kenntnis von mehreren in situ erhaltenen ganz jungen Fruchtblasen bekommen, auch von solchen, die mit Mühe isoliert sind, Fruchtblasen, von denen die jüngste — ob mit Recht, mag allerdings dahingestellt sein — von ihrem Besitzer auf ein Alter von 2—3 Tagen geschätzt wird.

Auch ist unter den neuerdings beschriebenen Präparaten neben solchem, das nur mit Vorsicht oder gar nicht zu verwerten ist, doch mancherlei Material, welches in seinem Konservierungszustand sich mit den meisten der unter den tierischen Objekten vorliegenden Placenten sehr wohl messen kann, die Klippe der postmortalen Veränderung vermeidet.

Und doch müssen wir für die Erklärung einer Reihe von Erscheinungen auch heute noch die Hypothese zu Hilfe nehmen, weil die jüngsten menschlichen Fruchtblasen, die wir kennen, doch bereits ziemlich entwickelt, und weil die Veränderungen, welche die Uteruswand auch bei den frühesten der bekannten Präparate zeigt, schon weitgehende und eingreifende sind.

Es giebt zwei Wege, welche uns für jetzt eine Aussicht auf Fortschreiten bieten. Einmal die Möglichkeit der Gewinnung neuen Materiales beim Menschen, sei es durch Sektion oder operativ; wobei ein Vergleich der Ergebnisse der in situ erhärteten Präparate mit denjenigen, bei welchen der Versuch einer Isolierung des Embryo aus der Fruchtkapsel gemacht ist, so unbedingt zu Gunsten der ersteren Art der Behandlung spricht, daß man nur wünschen kann, Forscher, welche in den Besitz von Uteris kommen, in denen sie eine Gravidität früher Zeit annehmen zu müssen glauben, möchten den Versuch machen, die Uteri mit einem der modernen, schnell durchdringenden Mittel im ganzen zu fixieren, und das die Fruchtblase enthaltende Stück auch uneröffnet dem Mikrotom überliefern.

Der zweite, der der vergleichenden Embryologie, ist dem ersten gegenüber nicht ganz vollwertig.

Trotzdem können wir vorläufig auch von diesem Gebrauch machen, wenn wir uns bewußt sind, daß es sich hierbei nur um einen Notbehelf handelt und daß Verschiedenheiten in der Entwickelung der Placenta auch der höheren Affen gegenüber der des Menschen vorhanden sein können und werden. Daß es allerdings solche prinzipieller Natur sein werden, ist schließlich nicht anzunehmen.

Was den Gang unserer Darstellung anlangt, so scheint es hier ganz besonders angebracht, zunächst das Bild der reifen Placenta zu geben.

Die Bauverhältnisse der reifen Placenta sind vielfach untersucht; sieht man von der Deutung ab, welche die einzelnen Teile in ihrer morphologischen Wertigkeit erfahren haben, und hält sich zunächst an die Thatsachen der Beobachtung, so herrscht ja für viele dieser eine erfreuliche Uebereinstimmung.



Fig. 199. Reife menschliche Placenta, frisch. Amnionfläche. Vergr. etwa $^1/_2$.

Die abgelöste Placenta stellt eine flache Scheibe dar, auf deren einer Seite der Nabelstrang ansitzt, die gröberen Verzweigungen der mehr oder minder gefüllten Umbilicalgefäße zeigend. Nabelstrang und fötale Fläche der Placenta sind gleichmäßig vom Amnion überzogen (Fig. 199).

Die deciduale Seite erscheint unregelmäßig gestaltet, meist dunkel gefärbt und von Rinnen durchzogen (Fig. 200), deren Seitenwände, als Septa placentae bekannt, in mannigfacher Weise gegen das Innere der Placenta in die Höhe steigen.

Am Rande der Placenta sitzt der Eihautsack an, bei der rite entwickelten Nachgeburt mit allen seinen Teilen, Amnion, Chorion laeve, den Resten der Deciduen (capsularis und vera) sowie der Nabelblase.

Die Placenta im ganzen stellt eine Kapsel dar, deren Wand nach Annahme der älteren Autoren, an der uterinen Seite, am Rande und an einem äußeren Abschnitte von der Decidua basalis gebildet wird, welche hiernach etwa in der Form eines Topfes, einer breiten, oben weit offenen Urne gestaltet wäre.

Nach unseren heutigen Kenntnissen von jungen, menschlichen Placenten müssen wir uns allerdings fragen, ob die Wandung des Topfes nicht zum größeren Teil vom Ektoderm geliefert wird.

Den Deckel gewissermaßen für diesen Topf bildet derjenige Teil des Chorion, von dem die Zotten der Placenta ausgehen, das Chorion frondosum; durch das Innere ziehen, vom Boden der Placenta sich erhebend, die vorhin erwähnten Septa placentae, während vom Dach die Zotten herabhängen, den ganzen Binnenraum erfüllend.

Der senkrechte Durchschnitt auch der frischen Placenta zeigt, daß die Septa placentae in sehr wechselnder Weise vom Placentarboden in das Innere des intervillösen Raumes hinein sich erheben, manche nur auf kurze Strecke, andere bis dicht unter die Chorionoberfläche reichend. Der Placentarraum wird also durch die Septen nur unvollkommen in einzelne Abteilungen geschieden.



Fig. 200. Reife menschliche Placenta, frisch. Ablösungsfläche. Vergr. etwa $^1/_2$.

Die Zotten lassen sich an der frischen Placenta leicht isolieren und erscheinen dann als kleine verästelte und verzweigte Bäumchen, zum Teil mit etwas verdickten Enden. Nach vorheriger Injektion der fötalen Blutgefäße, welche in dem Bindegewebskern der Zotte liegen, lassen sich in den Zottenbüscheln die Umbilicalgefäße in langen, steilen Schlingen demonstrieren (Fig. 201).

Die Zotten ragen zumeist frei in den intervillösen Raum hinein, in diesem flottierend (Resorptionszotten); zum Teil durchsetzen sie den ganzen Raum, um sich in die uterine Fläche desselben einzusenken, als Langhans'sche Haftzotten die Verbindung zwischen chorialer und uteriner Begrenzungsfläche des intervillösen Raumes herstellend.

Die weitaus überwiegende Mehrzahl der Autoren faßt wohl heute die eben geschilderten Verhältnisse so auf, daß sie in dem intervillösen Raum einen großen, aus einzelnen Abteilungen sich aufbauenden Blut-

sinus sieht: in seinem Inneren cirkuliert mütterliches Blut, in welches die Zotten mit den Umbilicalgefäßen eintauchen.

Die Vorstellungen, welche wir über den Aufbau der Placenta aus der Betrachtung der makroskopischen Präparate bekommen, werden durch Schnitte willkommen ergänzt, die uns dann zugleich über den feineren Bau der einzelnen Placentarabschnitte Aufschluß geben.



Fig. 201. Zotten aus der menschlichen Placenta isoliert. Nach einem Injektionspräparat von THIERSCH.

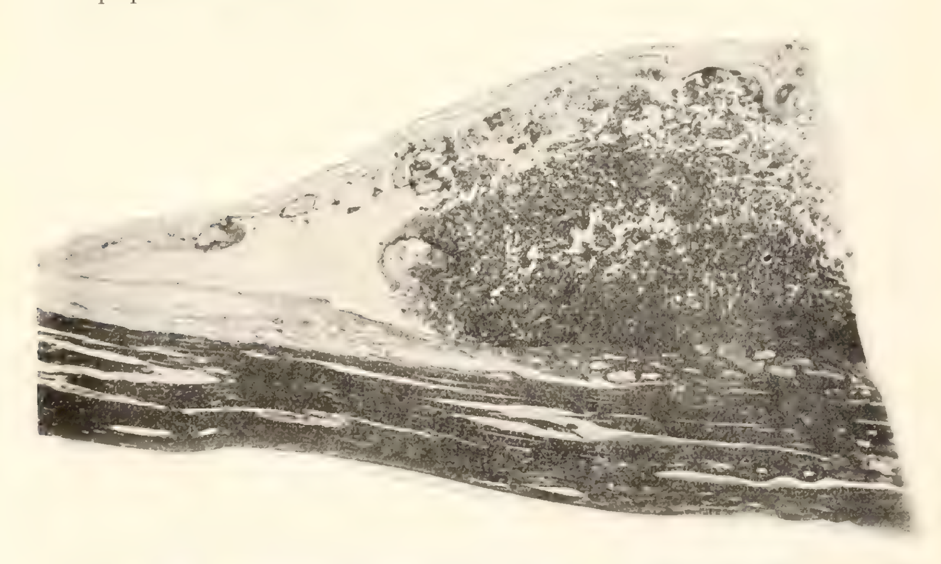


Fig. 202. Menschliche Placenta vom 6. Monat. Nach einem Schnittpräparat von LANGHANS. Placentarrand.

Sehr zierlich sind die Bilder, welche man bei ganz schwachen Vergrößerungen von Schnitten größerer Placentarteile erhält, wie ich einen solchen in Fig. 202 wiedergebe.

Dieselbe zeigt den senkrechten Durchschnitt durch den Placentarrand einer Placenta etwa aus dem 6. Monat der Gravidität nach einem mir von Langhans freundlichst überlassenen Präparat.

Muscularis und Decidua basalis gehen ohne scharfe Grenze ineinander über, am linken Rande der Figur — dem Placentarrande — stoßen sie an das Chorion, welches den oberen Abschluß der Figur liefert. Der breite, intervillöse Raum ist mit den Durchschnitten der Zotten erfüllt, welche in zahllosen kleinen oder größeren Feldern erscheinen.



Fig. 203. Reife menschliche Placenta. Schnitt durch den intervillösen Raum mit den Zotten.

Chorion und Zotten geben bei stärkerer Vergrößerung ziemlich übereinstimmende Bilder. In einer Grundlage von Bindegewebe liegen die fötalen Gefäße, und auf das Bindegewebe aufgelegt findet man eine bei der älteren Placenta einfache Lage von Epithel. Das letztere ist so leicht tingierbar, daß es auch bei schwächeren Vergrößerungen schon sichtbar zu machen ist (Fig. 203).

Dieser Epithelüberzug der reifen Zotten ist im allgemeinen syncytial nicht gerade sehr stark, aber kontinuierlich (Fig. 204). Wir können bereits jetzt zufügen, daß man auf der Oberfläche junger Zotten zwei Zellenlagen findet, von denen die äußere ebenfalls syncytial ist, während die innere — als Langhans'sche Zellschicht in der Litteratur bekannt — aus getrennten Zellterritorien besteht (Fig. 205). (Deren Grenzen übrigens am Präparat meist sehr viel klarer hervortreten als in unserer Figur.)

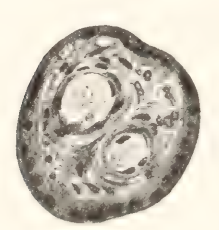


Fig. 204. Zotte aus der reifen menschlichen Placenta; Querschnitt. Einfacher Syncytialüberzug.

Der uterine Abschnitt des intervillösen Raumes wird zumeist von großen Zellen gebildet, welche die älteren Histologen in ihrer Gesamtheit als mütterlicher Herkunft auffaßten; das ist die Decidua basalis (serotina), von der viele der neueren Placentarforscher mindestens

den oberen Teil auch von fötalen Zellen — vom Ektoderm — ableiten. Als serotinales (nach der neuen Nomenklatur besser basales) Ektoderm bezeichnet ihn LANGHANS.

Auf der dem intervillösen Raum zugekehrten Fläche dieser Zellen findet man an Schnittpräparaten einen in wechselnder Stärke ausgebildeten, von LANGHANS und seinen Schülern näher untersuchten (ROHR'schen) Streifen von Fibrin. Ein zweiter (NITABUCH'scher) kann tiefer inmitten der Zellen belegen sein; er würde dann die Grenze zwischen basalem Ektoderm und Decidua basalis liefern.



Fig. 205. Zotte aus einer 3-wöchentlichen menschlichen Placenta; Querschnitt. Ueberzug von Syncytium und LANGHANS-scher Zellschicht.

Geronnenes Fibrin findet man an geeignet behandelten Präparaten in der reifen Placenta auch sonst vielfach vor. Es liegt in individuell sehr wechselnder Weise den Zotten an, außerdem auf der Oberfläche des Chorion gegen den intervillösen Raum als mehr oder minder dicker Streifen.

Seiner Entstehung nach wird es für viele Stellen auf das basale Ektoderm und auf Decidua zurückgeführt, von deren Umwandlung ein Teil der Autoren es direkt ableitet, während andere es zunächst als Abscheidungsprodukt derselben ansehen.

Die Gefäße, welche dem intervillösen Raum das mütterliche Blut zuführen und es aus ihm wieder in die Venen der Uteruswand ableiten, spielen in der anatomischen Litteratur seit $1^1/_2$ Jahrhunderten eine Rolle.

Ihr Vorkommen und ihr Verlauf ist seit VATER u. J. u. W. HUNTER beschrieben, bestritten und von neuem behauptet worden.

Jetzt kann ihr Vorkommen und die Art und Weise ihres Verlaufes als festgestellt betrachtet werden.

Sie lassen sich durch eine Reihe von Methoden sicher nachweisen: einmal durch direkte Präparation, dann an Schnittserien durch größere Placentarstücke.

Die Placenta, d. h. der intervillöse Raum, bekommt das mütterliche Blut, welches in ihm cirkuliert, durch eine größere Anzahl von Zweigen aus der Arteria uterina und giebt es in entsprechende Venen wieder ab.

Arterien und Venen sind so groß, daß sie sich makroskopisch darstellen lassen. Nach den Untersuchungen von BUMM stellen im allgemeinen die von den Septa placentae umgrenzten, als Cotyledonen bezeichneten Abteilungen der Placenta gesonderte Strömungsgebiete des mütterlichen Blutes dar: man kann in ihrer basalen Fläche die zugehörigen Arterien und Venen nachweisen. Insofern die Placentarsepten, welche die Grenzen der Cotyledonen bilden, nur Teile des intervillösen Raumes durchsetzen, derselbe also in gewissem Sinne einheitlich ist, gehen auch die Gefäßgebiete ineinander über.

In vielen Cotyledonen liegen die Arterien so, daß sie mehr dem Rande entsprechen, die Venen mehr in der Mitte; in den randständigen Cotyledonen rücken nach KÖNIG auch die Venen mehr gegen die Peripherie des Cotyledo.

Die Arterien sind stark korkzieherartig gewunden: an geeigneten Schnittpräparaten (Fig. 206) findet man ihre Ausmündungsstellen neben den Placentarsepten.

Sie können dann in einer Reihe von Durchschnitten übereinander erscheinen und steigen steiler auf, während die Venen vielfach in langgestreckten, der Fläche der Basalis parallel laufenden Zügen auftreten (Fig. 207).

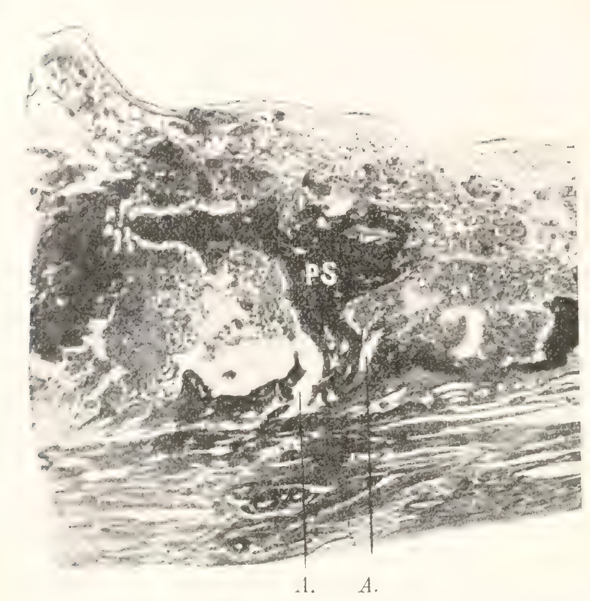


Fig. 206. Menschliche Placenta vom 6. Monat. Schnittpräparat von LANGHANS. Arterienmündungen an einem Placentarseptum. *P.S.* Septum. *A.* Arterie.

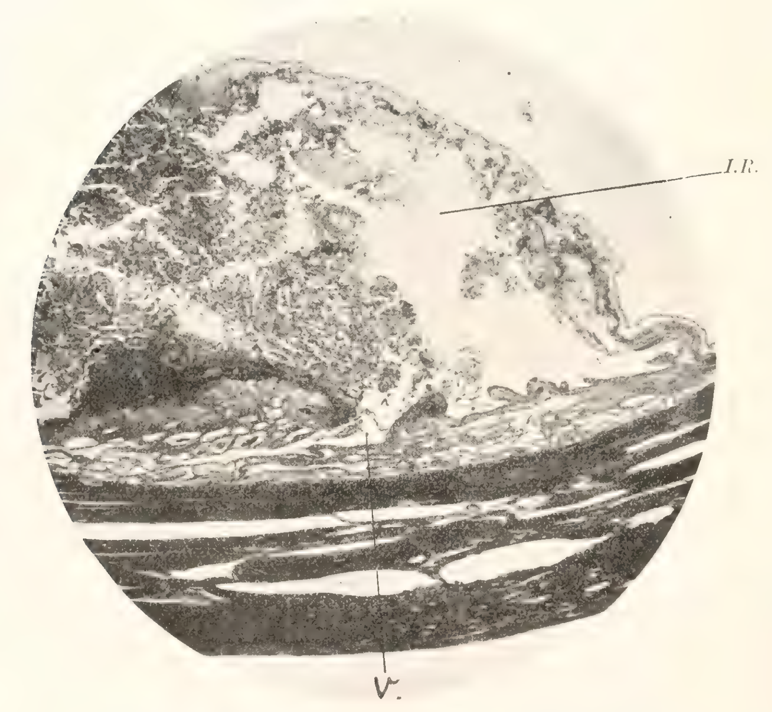


Fig. 207. Menschliche Placenta vom 6. Monat. Schnittpräparat von LANGHANS. *V.* Venenmündung am Placentarrande. *I.R.* intervillöser Raum.

Das Gefäßendothel kann sich an den Eintrittsstellen der Gefäße in den Placentarraum noch eine Strecke in diesen fortsetzen; die Gefäßlumina gegen den intervillösen Raum können große Dimensionen erreichen, und vielfach sieht man, daß Zottenbüschel in dieselben hineinhängen, welche, wie PFANNENSTIEL annimmt, durch den Blutstrom mitgerissen sind. Ein Teil des venösen Blutes passiert vor dem Verlassen der Placenta einen unregelmäßig gebauten Ring am Placentarrande, den Randsinus der Placenta, der sich übrigens seitlich in die Vera fortsetzen kann und keineswegs einen vollkommen geschlossenen Raum darstellt.

BUMM sah außer an älteren Placenten schon bei Placentaranlagen aus dem 2. Monat, daß büschelförmig gestaltete Arterien in den Wülsten der Basalis liegen und von hier aus in den intervillösen Raum eintreten. Ich finde solche Gefäßöffnungen an einem Präparat aus der 5. Woche, LEOPOLD neuerdings noch viel früher.

Den Kreislauf des mütterlichen Blutes innerhalb des intervillösen Raumes hat man sich unter obwaltenden Bauverhältnissen als einen unregelmäßigen und langsamen vorzustellen; er geht wohl vielfach in den Cotyledonen vom Rande gegen die Mitte, doch kommen in der Anordnung der Gefäße Unterschiede vor, und zudem darf man nicht außer acht lassen, daß die verschiedenen Cotyledonen miteinander in Zusammenhang treten.

Die Entwickelung der menschlichen Placenta.

Wir haben bis dahin versucht, ein Bild von dem Aufbau der reifen menschlichen Placenta zu geben.

Dabei haben die Teile der Placenta zugleich mit der morphologischen auch eine physiologische Beurteilung erfahren müssen: es ist aber zuzufügen, daß die einzelnen Abschnitte der Placenta in dieser Beziehung von den Autoren außerordentlich verschieden beurteilt werden.

Die meisten Differenzen, welche in der an solchen reichen Litteratur über die menschliche Placenta sich finden, haben ihren letzten Grund darin, daß auch heute die ersten Entwickelungsvorgänge derselben unbekannt sind.

Wir heben von den strittigen Fragen hier zwei hervor, die besonders lebhaft diskutiert sind, und die wir der Besprechung des Entwickelungsganges selbst vorausschicken wollen: die eine die nach der Natur des intervillösen Raumes, die andere diejenige nach dem Bau des äußeren Ueberzuges der Zotte.

Wir haben den intervillösen Raum oben als Blutsinus besprochen: das ist bis vor kurzem keineswegs allgemeine Ansicht gewesen, und auch diejenigen Autoren, welche für diese Auffassung des Raumes eintraten, waren sich keineswegs darüber einig, welcher Herkunft der Sinus sei.

WALDEYER hat vor 10 Jahren in seiner Arbeit über die Menschen- und Affenplacenta die verschiedenen Auffassungen in Gruppen, wie folgt, zusammengestellt (l. c. p. 44):

I. Die interplacentaren (intervillösen) Räume sind erweiterte mütterliche Gefäße (Kapillaren TURNER, WINKLER, Kapillaren und Venen LEOPOLD, Arterien, Kapillaren und vorzugsweise Venen VIRCHOW,

unbestimmt gelassen Kupffer). Die fötalen Zotten durchbrechen die Gefäßwände und werden demnach unmittelbar vom mütterlichen Blute umspült: alle genannten Autoren, Turner jedoch nur für einen Teil der Zotten.

II. Die intervillösen Räume sind erweiterte mütterliche Gefäße, jedoch von Zotten nicht durchbrochen, sondern nur eingestülpt (Venen E. H. Weber, Kapillaren Reid, Turner zum Teil; Waldeyer).

III. Die intervillösen Spalten sind extravaskuläre Räume; das mütterliche Blut gelangt in dieselben erst nach Arrosion der mütterlichen Gefäße durch die Zotten hinein (Farre, Kölliker, Langhans, Heinz).

IV. Die intervillösen Räume sind extravaskuläre bezw. intercelluläre deciduale Spalten, in welchen entweder eine Art Sekret (Uterinmilch) allein oder mit Blut gemischt oder gar keine besondere Flüssigkeit gelegen ist (Braxton Hicks, v. Hofmann, Ruge, Ahlfeld).

V. Die intervillösen Spalten sind Lymphräume (früher Klebs).

Dazu kommen noch besondere, nicht rubrizierte Auffassungen von Ercolani und Schröder van der Kolk.

Die Arbeiten der letzten 10 Jahre, vor allem die der Langhansschen Schüler und diejenigen von Waldeyer selbst, haben die Anschauungen wohl so weit gefestigt, daß die weitaus überwiegende Mehrzahl der Autoren heute den intervillösen Raum als Blutsinus betrachtet.

Ueber die Natur dieses bezw. seine Herkunft gehen aber die Anschauungen noch auseinander; zu den von Waldeyer aufgeführten kommt jetzt noch eine weitere (s. u.), welche von einer Reihe neuerer Autoren sehr lebhaft vertreten wird, nach der der intervillöse Raum entsprechend den von Van Beneden, Hubrecht, Duval für tierische Placenten entwickelten Anschauungen ein fötaler, vom Ektoderm begrenzter sei, in welchem von der Mutter nur das Blut cirkuliere, das in die fötalen Räume einträte. Es ist das eine Anschauung, die in erster Linie von Peters und Siegenbeek van Heukelom auf Grund ihrer Befunde an sehr jungen menschlichen Fruchtblasen vertreten ist; wir kommen bei der Darstellung der Entwickelung der menschlichen Placenta hierauf zurück.

Eine sichere, nach allen Seiten befriedigende Erklärung für die Bedeutung des intervillösen Raumes steht auch heute noch aus; sie ist wohl auch nur auf Grund frühzeitigster bis jetzt noch fehlender Entwickelungsstadien der Placenta zu geben.

Der zweite oben aufgeführte Punkt betrifft die Frage nach dem Aufbau der Zotte und namentlich nach der Herkunft derjenigen Zellen, welche dieselbe an ihrer freien Fläche überkleiden. Er steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Frage über die Anlagerung der Fruchtblase an die Uteruswand.

Für die Epithelbekleidung der Zotte ist in der That so ziemlich behauptet worden, was an Möglichkeiten nur denkbar ist, und Waldeyer konnte in der oben citierten Abhandlung noch 10 verschiedene von 15 Autoren vertretene Ansichten über die Zellen der äußeren Bekleidung der Zotte anführen.

Wir möchten es uns nicht versagen, auch diese Zusammenstellung Waldeyer's, da sie nach manchen Richtungen von Interesse ist, hier wiederzugeben.

I. Das sogenannte Zottenepithel ist einfach und fötalen Ursprunges; es ist ein echtes Epithel: Kölliker, Heinz u. a.

II. Dasselbe ist einfach und mütterlichen Ursprunges, d. h. vom Uterusepithel abstammend: Turner.

III. Dasselbe ist (in späteren Stadien) einfach, mütterlichen, bindegewebigen Ursprunges, von Deciduazellen gebildet: Ercolani.

IV. Dasselbe ist doppelt, fötalen Ursprunges, mit einer inneren Schicht bindegewebiger Zellen (Zellschicht, Langhans) und einer äußeren epithelialen (ektodermalen): Langhans.

V. Dasselbe ist doppelt; die innere Lage ist fötales Epithel, darüber zieht das Endothel der mütterlichen dilatierten Placentargefäße: Winkler, Waldeyer.

VI. Dasselbe ist doppelt; die innere Lage ist mütterlichen, bindegewebigen, decidualen Ursprunges; die äußere ist das mütterliche Gefäßendothel: Tafani, Romiti.

VII. Dasselbe ist doppelt; die innere Lage ist epithelialen und fötalen Ursprunges, die äußere stammt von dem mütterlichen Epithel der Uterindrüsen ab, in welche die Zotten hineinwachsen: Jassinsky.

VIII. Dasselbe ist doppelt, beide Lagen sind aber fötalen und ektodermalen (epithelialen) Ursprunges, die äußere Lage ein Syncytium: Kastschenko, A. Sedgwick Minot, die äußere Lage mit Flimmerbesatz, Kupffer, Spee.

IX. Dasselbe ist dreifach; zu einer doppelten fötalen Schicht kommt noch das mütterliche Gefäßendothel: Fr. Keibel.

X. Dasselbe ist dreifach geschichtet, alle Schichten sind aber mütterlichen decidualen Ursprunges: Schröder van der Kolk.

Man sieht, fügt Waldeyer hinzu, es fehlt nicht an Verschiedenheit der Meinungen.

Seitdem haben sich auch diese in einer Beziehung nun wenigstens geklärt, als die meisten Autoren wohl darüber einig sind, daß ein Teil der Differenzen dadurch auszuschalten ist, daß man weiß, die Autoren haben verschiedene Entwickelungszustände des gleichen Vorganges beobachtet.

Als Bekleidung der Zotte in der reifen Placenta ist nur eine zusammenhängende syncytiale Zellschicht vorhanden.

Während des Entwickelungsganges ist es dagegen anders und die jugendliche Zotte ist, wie oben bereits ausgeführt, unzweifelhaft von einer doppelten Lage von äußeren Zellen überzogen, einem Syncytium und der Langhans'schen Zellschicht.

Was diese beiden Schichten aber ihrer Natur nach bedeuten, und namentlich wie die zuletzt übrig bleibende aufzufassen ist, steht auch heute noch in Diskussion. Die innere derselben, die Langhanssche Zellschicht, gilt jetzt ziemlich allgemein als fötal und ektodermal; die äußere, das Syncytium, wird von einzelnen als desselben Ursprunges aufgefaßt, von anderen aber als dem Uterusepithel (hier und da auch dem Bindegewebe oder auch dem Eierstock) entstammend angesehen.

Daß Syncytien allgemein von sehr verschiedener Grundlage aus und auf verschiedenen Wegen entstehen können, ist nach den neueren Untersuchungen anzunehmen und erschwert die Entscheidung.

Eine solche herbeizuführen, hat man in erster Linie durch Untersuchungen über den Entwickelungsgang der Placenta versucht.

Diese haben mancherlei Förderung gebracht, doch schließen an die neuen Beobachtungen der letzten Zeit auch gleich wieder neue Fragen an: Wie lagert sich die Fruchtblase an die Uteruswand, wie wird die dieselbe gegen die Uterinhöhle abschließende Decidua capsularis gebildet, wie wächst die geschlossene Fruchtkammer weiter, das sind deren einige, welche der Erledigung harren.

Die Feststellung des Entwickelungsganges gerade der menschlichen Placenta, von der viele der schwebenden Fragen in ihrer endgiltigen Entscheidung abhängig sind, macht nun aber außerordentliche Schwierigkeiten, namentlich deshalb, weil auch heute die Grundlage fehlt, welche durch die Kenntnis der ersten Anlagerungsvorgänge des Eies an die Uteruswand gegeben sein muß.

Immerhin ist die Grenze des Erkennens durch eine Anzahl neuer Präparate in der letzten Zeit wenigstens ein gutes Stück zurückgeschoben worden.

In den letzten Jahren sind relativ häufig jugendliche menschliche Fruchtblasen beschrieben worden, welche von den betreffenden Autoren in situ beobachtet werden konnten, sei es, daß bei Sektionen gravide Uteri gewonnen wurden, oder daß solche auf operativem Wege entfernt werden mußten.

Wir erwähnen hier in erster Linie die Präparate von PETERS, SIEGENBEEK VAN HEUKELOM und LEOPOLD, denen sich solche von RUGE, HIS, GOTTSCHALK und anderen anschließen.

Neben diesen Präparaten ist eine besonders sorgfältig bearbeitete sehr jugendliche menschliche Fruchtblase zu nennen, welche zwar nicht in situ beobachtet, sondern durch Curettement, aber mit anhängenden Abschnitten der Uterusschleimhaut gewonnen ist; sie besitzt ihren Wert neben anderem durch ihren guten Erhaltungszustand. Es ist die durch MERTTENS unter Leitung von LANGHANS behandelte Fruchtblase.

Die jüngste aller dieser Fruchtblasen ist von PETERS vor etwa zwei Jahren beobachtet. Sie wurde gelegentlich einer bald nach dem Tode vorgenommenen Sektion gefunden, entstammt einem Fall von Vergiftung mit Kalilauge.

Ueber das Alter derselben lassen sich, wie über das junger menschlicher Fruchtblasen überhaupt, keine genauen Angaben machen: PETERS selbst schätzt das Ei auf ein Alter von 2–3 Tagen, während HIS von den jüngsten bekannten menschlichen Fruchtblasen keine jünger als etwa 12 Tagen sein lassen will.

Die Fruchtblase ist in situ erhärtet und so weiter verarbeitet, gefärbt und in eine Schnittserie zerlegt; sie mißt im Lichten der Fruchtkapsel in zweien ihrer Durchmesser etwas unter, in einem ein wenig über einen Millimeter.

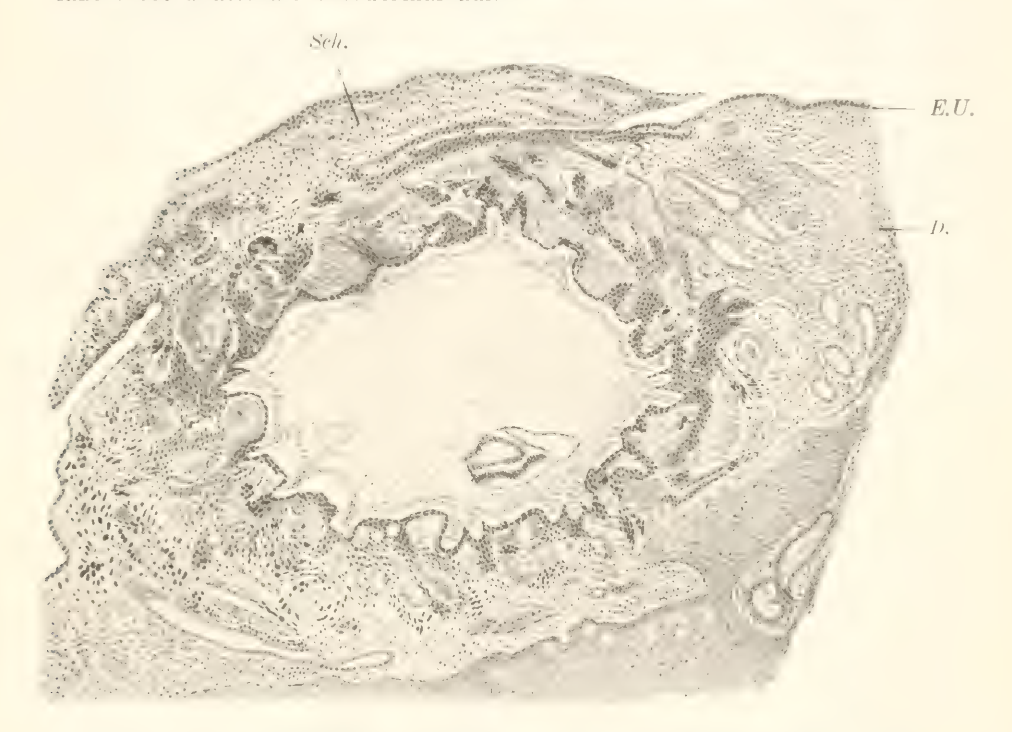
Es ist das erste Präparat, bei welchem die Decidua capsularis, welche die Fruchtblase von der Uterinhöhle trennt, noch nicht vollkommen abgeschlossen ist.

Die Fruchtblase liegt in einem von der Uterinhöhle getrennten Raum; die central den Abschluß gegen diese bildende Masse können wir mit BONNET als Schlußcoagulum bezeichnen, da sie wesentlich durch einen Blutfibrinpfropf geliefert wird.

Wir geben in Fig. 208 die Reproduktion einer Abbildung von PETERS, bemerken aber, daß manche der Eigentümlichkeiten von dessen farbiger Figur in unserem Bild nicht erscheinen können.

Man kann an dem Schnitt wesentlich 3 Teile unterscheiden: solche, die sicher fötal, andere, die sicher mütterlich sind, und eine Zwischenzone, deren Elemente in ihrer Herkunft nur vermutungsweise zu bestimmen sind.

Das Chorion ist bereits rings von kleinen, kurzen und ziemlich plumpen Zotten umgeben. In einzelnen derselben ist schon von der basalen Seite ein kleiner Bindegewebskern eingedrungen. Die Spitzen der Zotten verbreiten sich teilweise und hängen mit einer, allerdings vielfach unterbrochenen Platte von Zellen zusammen, die dann den Uebergang zu dem sicher mütterlichen Gewebe vermittelt. PETERS faßt diese Platte als ektodermal auf.



208. Fruchtblase des Menschen, 1. Woche?; in situ. Schnittpräparat. Nach PETERS, verkleinert. *D.* Decidua. *E.U.* Uterusepithel. *Sch.* Schlußcoagulum.

Die Zotten und die Platte bestehen im wesentlichen aus getrennten Ektodermzellen, denen aber an einzelnen Stellen Lagen von Syncytium aufgefügt sind. Syncytium ist überhaupt in ziemlicher Ausdehnung und vielfach angelegt.

Die Lücken, welche zwischen den Zotten der Chorionoberfläche und der peripheren Ektodermschale ausgespart sind, werden durchgängig von mütterlichem Blute erfüllt; man kann also sagen, daß auch ein intervillöser Raum in erster Anlage bereits vorhanden ist, was übrigens auch aus vergleichend-anatomischen Rücksichten anzunehmen wäre.

PETERS erklärt sich diese Erscheinungen so, daß er annimmt, das Ovulum sei, wenn es an der Uteruswand sich festsetze, noch sehr

klein und an seiner ganzen Außenfläche von einer dicken Ektodermschale umgeben. In dieser bilden sich Lücken, die sich rasch vergrößern, so daß schließlich zur Begrenzung der sich bildenden Räume nur auf der einen Seite das Chorionektoderm, auf der anderen die Außenfläche der Ektodermschale übrig bleibe; außerdem blieben zwischen diesen beiden Lagen gewissermaßen Verbindungspfeiler erhalten, welche wie Säulen die eine mit der anderen verknüpfen, und das wären die ersten Zotten. Diese entständen somit nicht durch Sprossung auf der freien Fläche des Chorionektodermes, sondern würden aus der Ektodermschale gewissermaßen herausmodelliert. Und die Lücken innerhalb des Ektodermes stellen nach Peters den ersten intervillösen Raum dar, in welchen mütterliches Blut sehr früh eintritt, indem die Uterusgefäße von dem vordringenden Ektoderm arrodiert würden und zugleich in der Außenfläche der Ektoblastschale sich Lücken bildeten, durch welche das Blut in den intervillösen Raum eintreten könne.

Das, was an Syncytium jetzt vorhanden ist, soll sich auf Kosten des übrigen Ektodermes bilden. Die beiden Zellenlagen, welche später zeitweilig die Zotte überkleiden, seien also ektodermaler Herkunft.

Das kleine Ei ist so vollkommen in das Uteringewebe eingelagert, daß es bis auf eine kleine Stelle am Gegenpol ganz von demselben umhüllt wird. Es ist aber auch so dicht umschlossen, daß ein besonderer Hohlraum in der Fruchtkapsel nicht vorhanden ist, auch ein Uterusepithel findet sich im Inneren der Kapsel nicht. Dagegen zeigen Drüsenreste in der Decidua basalis solches sehr wohl erhalten.

Ueber die der Uterinhöhle zu gelegene Seite der Fruchtblase schiebt sich jederseits ein gegen die Mitte zugeschärfter Wall von Uterusgewebe herüber, und dieser ist gegen die Uterinhöhle hin mit einem wohlerhaltenen Epithel überkleidet. Wir haben in ihm die Anlage der noch nicht vollkommen geschlossenen Decidua capsularis vor uns. Die Lücke, welche zwischen ihren freien Rändern noch bleibt, ist, wie oben erwähnt, von einem Pfropf von Blut und Fibrin offenbar provisorisch verschlossen.

Peters nimmt auf Grund seiner Befunde an, daß das Ei, wenn es in die Uterushöhle eintritt, sehr rasch in eine Ausbuchtung der Uterinschleimhaut sich eingräbt, daß vor ihm das Uterusepithel alsbald vergeht, während hinter ihm die Ränder der Einbruchspforte sich zusammenschieben, ohne sich bis dahin wesentlich über das Niveau der Innenfläche zu erheben. So erklärt es sich, daß dieselben an der uterinen Fläche von Epithel überkleidet sind.

Graf Spee dagegen, welcher das Präparat von Peters einer genaueren Untersuchung unterworfen hat, ist anzunehmen geneigt, daß die menschliche Fruchtblase sich in der Uterushöhle in ähnlicher Weise festsetze, wie er dies für die Fruchtblase des Meerschweines beschrieben hat. Die Fruchtblase soll nach ihrem Eintritt in die Uterinhöhle das Epithel der Schleimhaut durchbohren und sich in das Bindegewebe einbetten. Die Durchbruchsstelle wäre dann da zu suchen, wo Peters das Schlußcoagulum findet.

In vergleichend-anatomischer Beziehung hat sich Peters wie aus unserer obigen Darstellung erhellt, ganz auf den Boden der Hubrechtschen Lehren gestellt; er schließt sich auch in seiner Terminologie im wesentlichen an die Hubrecht'sche an.

In noch ausgesprochenerem Maße that dies SIEGENBEEK VAN HEUKELOM, der ebenfalls eine in situ erhärtete und weiter verarbeitete junge menschliche Fruchtblase beschrieb, die allerdings etwas älter ist als die von PETERS.

Auch SIEGENBEEK nahm an, daß die Fruchtblase bei ihrem Eintritt in den Uterus noch keine Zotten, sondern eine dicke Ektodermschale besitzt, und daß sie durch Falten von der Uterusschleimhaut umschlossen wird. Letztere verliert dann ihr Epithel, und die Fruchtblase liegt nun im Uterusbindegewebe.

Jetzt sollen, ähnlich wie PETERS sich das vorstellt, in dem Ektoderm sich Lücken bilden, in welche sich die mütterlichen Gefäße öffnen, so den ersten intervillösen Raum formend. Ektodermsäulen, welche zwischen den Blutlakunen stehen bleiben, bilden die ersten Zotten, welche vaskularisiert werden, indem die fötalen Gefäße von der chorialen Seite in dieselben eindringen.

Die Anschauungen von PETERS und SIEGENBEEK haben viel Zustimmung und mancherlei Einwurf erfahren. Sie bringen jedenfalls eine Reihe von neuen Beobachtungen, bedürfen aber, wie die beiden Autoren selbst anerkennen, zu ihrer Befestigung vor allem der Ergänzung durch jüngere Entwickelungsstadien oder durch die vergleichende Anatomie.

Auf durchaus anderem Boden als diese Autoren steht LANGHANS, der seinen älteren Untersuchungen über die entwickelte menschliche Placenta neuerdings Beobachtungen über jüngere menschliche Fruchtblasen anreihte, die er durch seine Schüler MERTTENS, NITABUCH, ROHR, RHEINSTEIN-MOGILOWA u. a. veröffentlichen ließ.

Die Arbeiten der LANGHANS'schen Schüler liegen zeitlich früher als die von PETERS und SIEGENBEEK VAN HEUKELOM. Unter ihren Beobachtungen sind die interessantesten wohl die von MERTTENS, der eine ganz junge Fruchtblase beschrieben hat, die er auf ein Alter von 6 Tagen schätzt.

Die Stücke unter denen sie sich fand, sind frisch konserviert; von der Fruchtblase liegen aber nur eine Anzahl von Schnitten vor.

Die Abbildungen von MERTTENS zeigen eine in vieler Beziehung bemerkenswerte Aehnlichkeit mit denen von PETERS.

Auch bei dem Präparat von MERTTENS ist die Fruchtblase an ihrer Außenfläche von kleinen, kurzen, aber kräftigen Zotten besetzt, deren Spitzen zum Teil im Uterusgewebe stecken, zum anderen Teil frei in den zwischen ihnen liegenden intervillösen Raum hineinhängen; die Zotten bestehen aus den Zellen der Zellschicht, die aber bereits von einem Syncytium überzogen sind.

MERTTENS faßt mit LANGHANS das Syncytium als Abkömmling des Uterusepitheles auf, teils aus vergleichend-anatomischen Rücksichten, teils weil er Uebergänge aus solchem in Syncytium nachweisen kann; den intervillösen Raum hält er für intravaskulär, er ist nach seiner Auffassung durch Erweiterung von mütterlichen Kapillaren entstanden, deren Endothel verloren geht.

In den so angelegten Placentarraum wachsen dann Sprossen der Zotten hinein und verbinden sich als neue Haftzotten mit der basalen Fläche desselben, wobei ein Teil des Syncytium zu Grunde geht.

Die Anlagerung wird durch die Zellen der LANGHANS'schen Zellschicht besorgt, welche dabei, wie ROHR, ebenfalls unter Leitung von

Langhans genauer beschrieben hat, beträchtlich wuchern und, sich auf der freien Fläche der Basalis ausbreitend, eine ektodermale Abgrenzung des intervillösen Raumes gegen die Decidualseite herstellen.

Jedenfalls lehren die einander so ähnlichen Schnitte der Präparate von Merttens und Peters, daß die Einbettung der Fruchtblase in die Uteruswand beim Menschen mit sehr erheblichen Umwandlungen in dem Aufbau der Uterinschleimhaut verbunden ist. Die an den Chorionsack anschließenden Abschnitte des Uterus werden offenbar zum einen Teil eingeschmolzen, zum anderen in ähnlicher Weise durcheinander geworfen, wie das von mir für den Raubtieruterus an den Stellen beobachtet ist, welche jeweils den Spitzen der Chorionzotten gegenüber gelagert sind. Der Terminus „Umlagerungszone“, welchen ich damals für den betreffenden Abschnitt der Uteruswand gebraucht habe, ist auch von beiden Autoren auf den entsprechenden Abschnitt der menschlichen Fruchtkapsel angewendet worden, unter gewissen beschränkenden Voraussetzungen auch ganz wohl brauchbar.

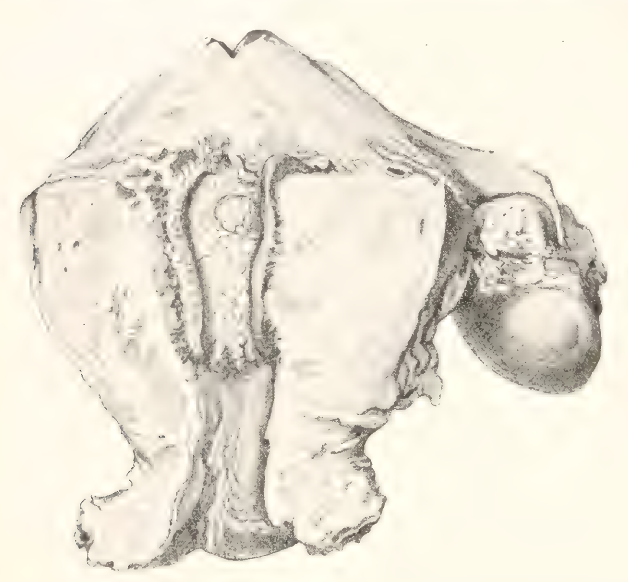


Fig. 209. Uterus gravidus des Menschen, auf 8 Tage Graviditätszeit geschätzt. Von vorn eröffnet. Nach Leopold. Die Stelle, an welcher die Fruchtblase sitzt, als kleines, rundes Feld kenntlich.

Noch eine Reihe anderer Autoren hat neuerdings jugendliche menschliche Fruchtblasen in situ zu beobachten Gelegenheit gehabt. Ich nenne hier Leopold, der einen durch Operation gewonnenen Uterus gravidus verarbeitete, dessen Graviditätszeit er auf 7—8 Tage taxiert. Wie auch bei anderen Uteris aus früher Graviditätszeit beobachtet ist, so fand Leopold hier die Stelle, an welcher die Fruchtblase in die Decidua eingebettet war, schon von der Fläche her als kleines Feld kenntlich (Fig. 209). Der senkrechte Durchschnitt durch die Schleimhaut zeigt die Art ihrer Einbettung in diese (Fig. 210). Die Fruchtblase besitzt einen Durchmesser von etwa 4 mm, und die Zöttchen fangen bereits an, sich zu verzweigen.

Die kleine Fruchtblase zeigt schon Ungleichheiten in der Anordnung der Zotten, die an der basalen Fläche dichter als an der kapsulären stehen; der Abschluß des Raumes, in dem sie liegt, gegen die Uterinhöhle wird ähnlich wie bei dem Präparat von Peters durch eine Art Gerinnsel geliefert.

Ein intervillöser Raum zwischen den kleinen Zotten steht bereits in dieser Zeit in offener Kommunikation mit erweiterten mütterlichen Kapillaren.

Jugendliche Fruchtblasen aus dem ersten oder Anfang des zweiten Monats teils in situ, teils wenigstens in vollkommener Umhüllung von Decidua haben außer den Erwähnten HOFMEIER, RUGE, GOTTSCHALK, HIS u. a. beobachtet. Wir können sie an dieser Stelle kaum alle einzeln besprechen; doch möchte ich wenigstens auf die Angabe von HIS hingewiesen haben, welch letzterer an seinem Präparat — allerdings nach Herausnahme des Fötus — Epithel im Inneren der Fruchtkapsel beschreibt. PFANNENSTIEL hält dasselbe für einen Teil der Deckschicht des Chorion.

Eine letzte sichere Entscheidung über die Natur des intervillösen Raumes, über die Herkunft der Zottenepithelien geben auch die bisher bekannt gewordenen jungen Entwickelungsstadien nicht. Es bleibt die Beurteilung dem subjektiven Ermessen mehr als wünschenswert anheimgestellt. An dieser Thatsache ändern auch die noch in jüngster Zeit veröffentlichten anderweiten Arbeiten nichts, wenn auch die Autoren ihre Meinung mit noch so großer Sicherheit vortragen.



Fig. 210. Derselbe Uterus mit der Fruchtblase im senkrechten Durchschnitt. Nach LEOPOLD.

Ich selbst habe bei früherer Gelegenheit erklärt, daß ich aus vergleichend-anatomischen Rücksichten im allgemeinen auf dem von LANGHANS entwickelten Standpunkt stehe. Es ist gewiß, daß auch dieser noch Stützen brauchen kann, aber von den neueren Arbeiten ist für mich keine so überzeugend gewesen, daß ich mich durch das Gewicht ihrer Gründe veranlaßt fühlte, denselben zu verlassen; die neuen Mitteilungen von SELENKA über die erste Anlage der Affenplacenten veranlassen mich, soweit man die Verhältnisse ohne Kenntnis der Präparate beurteilen kann, eher vorläufig bei dem Alten zu bleiben als es aufzugeben.

Daß nicht auch die Bilder von SELENKA noch andere Deutung finden können, weiß ich wohl, und daß sie solche bei den Anhängern der Lehre von der ektodermalen Placenta auch finden werden, nehme ich an. Das würde aber nur beweisen, was ich ebenfalls nicht in Abrede stelle, daß zur letzten Entscheidung eben noch weitere Beobachtungen nötig sind.

LANGHANS hält, wie er ganz neuerdings mitteilt, „die Entstehung des Syncytiums aus dem Uterinepithel für das menschliche Ei immer noch für eine diskussionsfähige Hypothese". Die Zellschicht ist das embryonale Ektoderm.

In seinen Ausführungen betont LANGHANS die außerordentlich wech-

selnden Bilder, die man bei verschiedenen Präparaten von Syncytium und Zellschicht bekommt und macht auf den Einfluß aufmerksam, den die Zeit, nach welcher das Präparat fixiert wurde, den die Härtungsflüssigkeit haben kann und endlich darauf, daß auch pathologische Zustände während der Gravidität nicht ohne Bedeutung sein werden. Vielleicht sind auf letztere Eigentümlichkeiten der Bilder zurückzuführen, welche von einzelnen der neueren Autoren bei ihren Schilderungen junger menschlicher Fruchtblasen hervorgehoben werden.

Uteri gravidi aus späterer Zeit der Entwickelung, welche die Fortschritte in der Entwickelung der Placenta und die Beziehungen der Embryonalhüllen zur Uteruswand zeigen, sind in der letzten Zeit häufig beschrieben.

Bereits während der zweiten Hälfte des ersten Graviditätsmonats kommt es zu einer ziemlichen Vergrößerung des intervillösen Raumes. Bei der oben beschriebenen, durch Curettement gewonnenen menschlichen Fruchtblase, welche ich besitze (vergl. Fig. 139), war ein ziemliches Stück Decidua basalis oder mindestens serotinalen Ektodermes an der Blase haften geblieben, an diesen Stellen also der ganze Durchmesser des intervillösen Raumes erhalten.

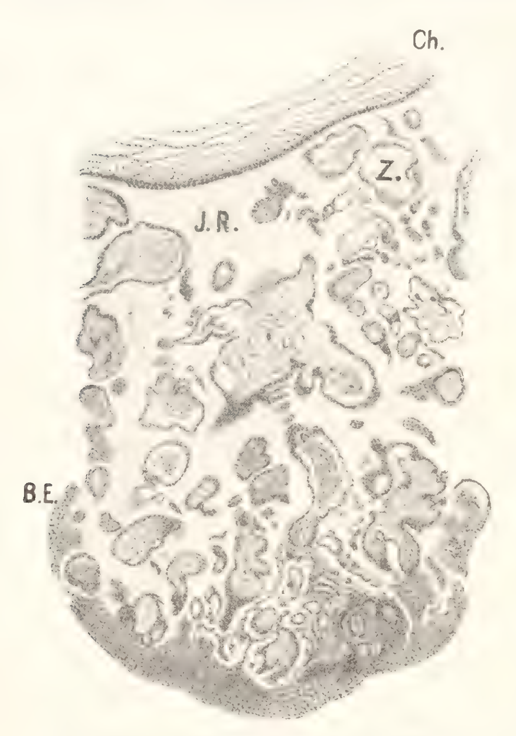


Fig. 211. Placentaranlage vom Menschen, 5. Woche der Gravidität. Schnittpräparat. *Ch.* Chorion. *J.R.* intervillöser Raum. *Z.* Zotten. *B.E.* basales Ektoderm.

Ich finde denselben hier (Fig. 211) ziemlich tief, die Zotten noch nicht gerade sehr dicht, zum Teil an ihren Spitzen im serotinalen Ektoderm verankert, zum Teil frei im intervillösen Raum endend; in diesem viel freies Syncytium, das in Gestalt von Kugeln und Strängen zwischen die Zotten gelagert ist. Die gleichen Klumpen von Syncytium kommen, wie Marchand für ältere Placenten beschrieben hat, auch tiefer in der Uteruswand vor; ich finde dieselben hier ebenfalls zwischen den Zellen des serotinalen Ektodermes.

Ganz ähnliche Verhältnisse sehe ich bei einem sehr wohl erhaltenen Präparat aus der 5. und einem anderen aus der 6. Woche.

Mit Zunahme der Größe des intervillösen Raumes lagern sich wohl immer von neuem Spitzen bis dahin freier Zotten an das basale Ektoderm an. Wenigstens finde ich an Schnitten von einem Präparat

aus dem zweiten Monat Bilder ähnlich den von LANGHANS für diese Anlagerung beschriebenen. Der Zottenkopf liegt mit der stark gewucherten LANGHANS'schen Zellschicht den unterliegenden Zellen, zumeist Decidua, breit an (Fig. 212), während das Syncytium an der Anlagerungsstelle fehlt und nur seitlich neben dieser ein Stück auf der Innenfläche des wohl sehr gering entwickelten basalen Ektodermes weiter läuft.

Wie sich unter weiterem Wachstum des ganzen graviden Uterus speciell der intervillöse Raum vergrößert, wird verschieden angegeben. Während einzelne Autoren ein interstitielles Wachstum desselben anzunehmen geneigt sind, geben andere an, daß am Rande des intervillösen Raumes gewissermaßen eine Spaltung der Decidua vera stattfinde, in einen oberen Abschnitt, welcher zur Capsularis, und in einen tieferen, der zur Basalis würde.

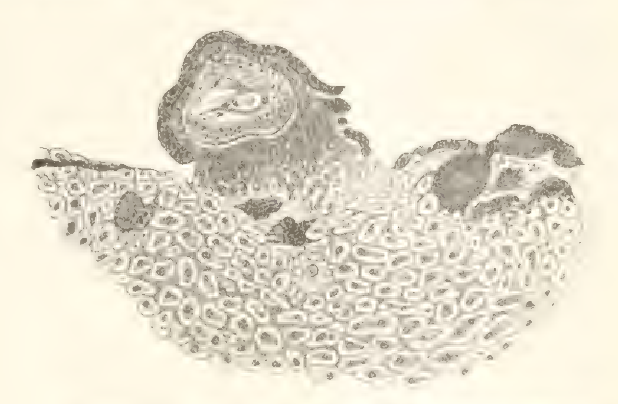


Fig. 212. Uterus gravidus der 6. Woche vom Menschen. Anlagerung einer Zottenspitze an die uterine Begrenzung des intervillösen Raumes. Schnittpräparat.

HOFMEIER und KALTENBACH sind hierfür eingetreten, und PFANNENSTIEL schließt sich nach Befunden an einer in situ konservierten Fruchtblase, die er auf ein Alter von nur 14 Tagen schätzt, ihnen an.

v. HERFF glaubt, daß der Placentarrand auch durch Uebergreifen auf die Vera sich verbreitere und daß stets neue Veraabschnitte in die Placenta einbezogen würden, solange diese wachse.

Im allgemeinen kann man feststellen, daß die menschliche Placenta im Gegensatz zu vielen tierischen bereits früh ihre bleibende Form und Ausbildung erhält und daß die späteren Monate der Entwickelung in erster Linie Veränderungen der Größenverhältnisse liefern werden. Dies gilt für das äußere Aussehen in gleicher Weise wie für den inneren Aufbau. Die Placenta eines außerordentlich gut erhaltenen Fötus von 7,5 cm Scheitelsteißlänge (Fig. 213) bietet fast das gleiche Bild wie eine reife; und bei einer anderen ebenfalls sehr wohl erhaltenen, bei welcher der zugehörige Fötus etwa 5 cm lang ist, gewinnt man auf den Schnittpräparaten ein der voll entwickelten sehr ähnliches Bild, wenn man von dem noch vorhandenen doppelten Zottenüberzug absieht.

Daß in den Formen der reifen Placenta mannigfache Variationen vorkommen, ist seit langem bekannt und sind dieselben neuerdings so oft zusammengestellt, daß ich mich auf eine kurze Uebersicht über dieselben beschränken kann.

Man kann den Placentarbezirk statt in Gestalt einer Scheibe in Form von zweien solchen vorfinden — Placenta dimidiata — bei welcher dann

die Nabelschnur entweder velamentös in der Mitte zwischen den beiden Placenten ansitzen oder auf einer der beiden Placenten sich inserieren kann.

Neben einer großen kann sich eine kleinere Nebenplacenta finden, Placenta succenturiata, die auch in mehrfacher Zahl und in sehr geringer Ausbildung als Placentulae succenturiatae vorhanden sein können. Außerdem kommt als Placenta multiloba ein Zerfall der Placenta in mehrere gleichmäßigere Abteilungen vor.



Fig. 213. Foetus vom Menschen aus dem 4. Monat., mit Nabelstrang und Placenta. Nat. Gr.

Als Placenta marginata wird ein Abgehen der Embryonalhüllen nicht vom Rande der Placenta, sondern medianwärts von diesem beschrieben.

Eine sehr seltene Form von vollkommener oder fast vollkommener Erhaltung der Chorionzotten auf der ganzen oder fast der ganzen Außenfläche des Chorionsackes wird als Placenta membranacea bezeichnet: sie wird von einzelnen Autoren als atrophisch aufgefaßt.

Man hat diese Variationen mit ähnlich gestalteten Placentar- (oder Semiplacentar-)Formen bei Tieren verglichen. Es muß aber hier betont werden, daß diese Dinge doch schließlich dem Wesen nach nichts mit einander zu thun haben und daß nur eine gewisse Aehnlichkeit in der äußeren Form, nicht aber eine solche im feineren Bau vorhanden ist. Ein Entwickelungszustand der menschlichen Placenta, in welchem das Chorion auf seiner ganzen Oberfläche von Zotten bedeckt ist, ist immer

etwas ganz anderes als eine diffuse Halbplacenta bei Schwein oder Lemurid.

Auch die Eigentümlichkeiten der Placenten und Embryonalhüllen, die man bei mehrfacher Gravidität findet, können nur in Kürze besprochen werden.

Placenten bei Zwillingsschwangerschaft sind beobachtet in folgenden Formen:

1) 2 getrennte Placenten mit desgleichen Embryonalhüllen und 2 Decidualsäcke; sie werden sich entwickeln, wenn 2 jugendliche Fruchtblasen sich an 2 verschiedenen Stellen der Uteruswand festsetzen.

2) 2 Fruchtblasen liegen in einem Decidualsack bei gemeinsamer Placenta, aber getrennten Nabelsträngen; nach bisheriger Annahme können sie sich so entwickeln, daß 2 junge Fruchtblasen sich dicht nebeneinander an der Uteruswand festsetzen. Man nahm an, daß dieselben dann von einer gemeinsamen Capsularis umwallt würden. Wenn die neuen Anschauungen von Peters oder Graf Spee über die Einbohrung des Eies in die Uteruswand richtig sind, so ergiebt das schon einige Schwierigkeit für die Vorstellung, wie 2 Fruchtblasen in eine Kapsel kommen. Sie müßten dann schon bis zur Berührung nebeneinander liegen. Denkbar wäre es auch, daß eine ursprünglich vorhandene Brücke von Uterussubstanz zwischen den beiden Chorien rasch resorbiert würde. Die Chorionscheidewand kann, wie Ahlfeld beobachtet hat, bei solchen Objekten in früher Graviditätszeit auch Placentarsubstanz enthalten.

3) Bei einer Fruchtkapsel und einem Chorion kommen bei einer Placenta 2 Amnien und 2 Nabelschnüre vor. Hier könnte die Entstehung so sein, wie eben vorausgesetzt, und außer dem vorhandenen Septum der Fruchtkapsel könnte auch die anliegende Chorionwand im Laufe der Entwickelung vergehen, was allerdings nach Ahlfeld niemals vorkommen soll, von Hyrtl aber anscheinend angenommen wurde. Oder es könnten auf einer Fruchtblase sich 2 getrennte Embryonalkörper mit je einem zugehörigen Amnion angelegt haben.

4) In einfacher Fruchtblase, Chorion und Amnion liegen, bei gemeinsamer Placenta die beiden Früchte; wird gemeiniglich erklärt dadurch, daß schon bei der ersten Entwickelung 2 Embryonen auf einer Fruchtblase lagen, die ein gemeinsames Amnion entwickelten.

Ueber das Verhalten der Gefäße in Zwillingsplacenten liegen neben den Ergebnissen der Injektionen von Hyrtl umfangreiche Untersuchungen von Schatz vor, auf die wir verweisen.

Der Sitz der Placenta wechselt, zumeist ist er wohl in der dorsalen Uteruswand gelegen. Eine doppelte Placenta denkt sich Ahlfeld entstanden bei Einbettung des Eies nahe der Seitenkante des Uterus.

Die Entstehung der Placenta praevia hat neuerdings zu Erörterungen in der Litteratur Veranlassung gegeben.

Die ältere Anatomie nahm an, daß es zur Bildung einer Placenta praevia komme, sobald ein befruchtetes Ei sich im unteren Abschnitt der Uterinhöhle festsetze. Dann könnte mit dem fortschreitenden Wachstum das Chorion frondosum sich in der Schleimhaut rings um den Muttermund einsenken, und dieser müßte alsdann in den Placentarbezirk mit einbezogen werden.

Demgegenüber ist zuerst von Hofmeier, dann auch von Kaltenbach angegeben, daß man sich die Placenta praevia als eine Reflexa- (Capsularis-) Placenta vorzustellen habe.

Hofmeier ist zu seiner Auffassung zuerst durch Untersuchung eines graviden Uterus mit Zwillingen gekommen, bei welchem die eine Placenta den inneren Muttermund überragt; diese Placenta liegt einer glatten Decidua vera nur locker an, und Hofmeier nimmt an, daß er hier den Entwickelungsgang der Placenta praevia vor sich habe, welche sich zuerst auf der Capsularis entwickle und dann mit dieser den inneren Muttermund überlagere.

Kaltenbach hat sich ihm auf Grund eines operativ gewonnenen Uterus gravidus aus dem 4. Monat angeschlossen. Capsularis- (Reflexa-) Placenten sind außerdem neuerdings mehrfach besprochen.

Die neue Lehre hat namentlich in Ahlfeld einen eifrigen Gegner gefunden; Ahlfeld will den in der Anlage hier und da vorhandenen Capsularisplacenten eine längere Dauer nicht zusprechen, sondern glaubt, daß dieselben noch während der Gravidität wieder vergehen. Er hält an der alten Lehre von der direkten Einpflanzung der Zotten über dem inneren Muttermund fest.

Sollten sich die neueren Annahmen bestätigen, nach denen sich das menschliche Ei bereits vor eigentlicher Entwickelung von Zotten gegen die Uterushöhle abkapsele, so würde alsdann eine direkte Einpflanzung von Zotten über dem inneren Muttermund jedenfalls weniger Wahrscheinlichkeit haben als eine indirekte.

Uebersicht über den Aufbau von Embryonalhüllen und Placenten.

Es liegt nahe, nach Betrachtung der Embryonalhüllen und der verschiedenen Placentarformen zu versuchen, einen zusammenfassenden Ueberblick über den Aufbau dieser Gebilde im allgemeinen zu geben. Da wäre zuerst für die Embryonalhüllen festzustellen, daß der Bau dieser im fertigen Objekt ein außerordentlich gleichartiger ist.

Für das voll entwickelte Amnion sind, soweit unsere Kenntnisse heute reichen, kaum wesentliche Unterschiede bei den einzelnen Säugern zu verzeichnen, ebensowenig für denjenigen Abschnitt des amniogenen Chorion, der nicht in den Aufbau der Placenta einbezogen wird.

Gering sind dieselben im Bereiche der Allantois, bei dieser vielleicht noch am auffälligsten, wenn man auch die Beziehungen zur Placenta in Betracht zieht.

Ausgiebig finden sich Schwankungen in dem Aufbau der Nabelblase, in deren Größe, ihrer Wandstruktur, ihren Gefäßen und in den Beziehungen zur Innenfläche des Chorion und der Uteruswand. Wir dürfen aber hier wohl annehmen, daß wir es mit Variationen zu thun haben, die in Wechselbeziehung zu dem Nährapparat des Fötus, zur Placenta, stehen und an den Eigenarten im Aufbau dieser im gewissen Sinne Anteil nehmen, wenn wir auch über den unmittelbaren Einfluß der beiden Organe aufeinander heute noch nicht unterrichtet sind.

Bemerkenswerter werden die Differenzen, wenn wir auch den Entwickelungsgang der Hüllen in Betracht ziehen. Hier zeigt namentlich das Amnion, wie wir oben ausgeführt, ansehnliche Variationen.

Wenn auch die jüngsten Ausführungen von Hubrecht und Van Beneden über die Phylogenese des Amnion alle Beachtung verdienen, so sind dieselben in ihren Endergebnissen doch noch nicht so weit fundiert, daß wir in der Lage wären, nach denselben ein zu-

verlässiges Bild von der Phylogenese des Amnion liefern oder über die kausalen Zusammenhänge der Variationen Aufschluß geben zu können.

Nicht viel besser geht es in letzterer Beziehung mit den Vorstellungen über die Entwickelung der Deciduen.

Die Unterschiede im Aufbau der embryonalen Hüllen, soweit wir dieselben heute beurteilen können, sind aber verschwindend, gegenüber den Variationen, welche wir in den Formen der Halbplacenten und Placenten uns entgegentreten sehen.

Die Wege, auf denen der Fötus bei den viviparen Säugern sein Nährmaterial bezieht, sind keine einheitlichen, sondern eine ganze Reihe von solchen gehen nebeneinander her. Dabei ist besonders hervorzuheben, daß sowohl in den das Nährmaterial liefernden Einrichtungen der Mutter eine Anzahl verschiedenartiger vorkommen, als auch in den Aufnahmeapparaten des Fötus. Damit ist die Möglichkeit der Variation gegeben, und wir sehen, daß diese Wege nicht nur mit und bei den einzelnen Ordnungen wechseln, sondern daß sogar bei derselben Art in den verschiedenen Phasen der Tragzeit die eine oder die andere Form vorwiegt, oder daß frühzeitig eingeleitete später ausfallen können.

Für den Fötus verwertbare Stoffe können geliefert werden:

1) als lymphoides Transsudat;
2) als Sekret entweder des Oberflächenepithels im Uterus (oder Eileiter) oder der Uterindrüsen;
3) durch Zerfall mütterlichen Gewebes, und zwar solchen von
   a) durchgewanderten Lymphzellen,
   b) Epithelzellen,
   c) Bindesubstanz;
4) durch Extravasierung mütterlichen Blutes;
5) durch Osmose und Diffusion aus mütterlichen Blutgefäßen.

Und aufgenommen wird dies Material von seiten des Fötus:

1) durch die Zellen des Ektoderms der Fruchtblase;
2) durch die Gefäße des Fötus, und zwar;
   a) durch Vermittelung der Allantois,
   b) durch Vermittelung der Nabelblase.

Alle diese Wege kommen, wie auch Bonnet neuerdings in seinem Aufsatz über die Embryotrophe hervorhebt, nebeneinander in sehr wechselnder Beteiligung des einen oder anderen und vielfach unter zeitweiser oder vollkommener Ausschaltung einzelner derselben vor, und damit ist die Möglichkeit einer ganzen Zahl von Kombinationen gegeben.

Dabei liegt es denn nahe, vom vergleichend-anatomischen Standpunkte aus den Versuch zur Herstellung einer Reihe vom Niederen zum Höheren, oder sagen wir einmal hier, vom minder Entwickelten oder vom Einfacheren zum weiter Entwickelten, zum Komplizierten zu machen. Versuche hierzu sind in der letzten Zeit mehrfach gemacht worden, doch kann man eigentlich nicht sagen, daß sie sonderlich vom Glück begünstigt gewesen seien.

Jedenfalls würde eine solche Reihe durchaus nicht mit derjenigen zusammenfallen, die der Systematiker von den sogenannten niederen zu den höheren Säugern herstellt, und namentlich ist hervorzuheben, daß bei einigen der früher als einfacher beschriebenen Placentarformen thatsächlich doch recht komplizierte Ernährungswege nebeneinander gehen.

Einer von diesen ist es, den wir, allerdings graduell verschieden entwickelt, bei allen choriaten Säugern mindestens zur Zeit der vollen Entwickelung annehmen müssen, das ist derjenige des Stoffwechsels aus dem cirkulierenden Blute der Mutter nach dem des Fötus hin und umgekehrt.

In der am wenigsten komplizierten Form finden wir diesen bei solchen diffusen Halbplacenten, wie wir sie z. B. oben in Fig. 157 von der Eselstute abgebildet haben: die mit einer deutlichen Endothelwand versehenen mütterlichen Gefäße liegen unmittelbar unter dem Uterusepithel, an dieses ist das Chorionektoderm angelagert, unter dem wieder sich das fötale Endothelrohr findet.

Alle Beziehungen, wie wir sie sonst in Placenten zwischen mütterlichen und fötalen Gefäßen finden, sind eigentlich nur graduelle Veränderungen dieses Grundtypus. Sie können sich in einer Reihe von Variationen zeigen:

1) Es kann die die beiden Gefäße trennende doppelte Epithelschicht zu einer einfachen sich vereinigen.

2) Dieselbe kann auf eine einfache reduziert werden.

3) Es können Teile der Gefäßwand ausfallen.

4) Es können die mütterlichen Gefäßräume weit über das gewöhnliche Kaliber erweitert erscheinen.

Neben diesem Ernährungsweg von Gefäß zu Gefäß kommt aber schon bei den diffusen Halbplacenten der Perissodactylen, einzelner Artiodactylen, der Prosimier eine Ernährung durch Drüsensekret, durch Gewebszerfall, durch Extravasat vor. Fast das Gleiche beobachtet man im Anschluß an die multiple Halbplacenta der Wiederkäuer.

Auch in den gürtelförmigen Placenten der Raubtiere werden alle Wege der Ernährung ausgenutzt, wobei der der Extravasierung mehr als in anderen Placenten zur Geltung kommt. Daneben ist aber ein sehr ausgiebiger anderweitiger Gewebszerfall vorhanden, und zwar nicht nur etwa bei Beginn der Placentation, sondern bei einigen Arten während der ganzen Dauer derselben, und die Beziehungen einzelner Teile der Zotten zu erweiterten Teilen des Drüsenapparates sind sehr auffällige. Es sind hier also die meisten der möglichen Bahnen für die Ernährung in fast gleich hohem Grade in Anspruch genommen.

Bei der großen Mehrzahl der diskoidalen Placenten tritt die Ernährung des Foetus durch Drüsensekret sehr in den Hintergrund; in und unter den Placenten sind die Drüsen oft ganz geschwunden: auch der Zerfall mütterlichen Gewebes ist in der Hauptsache auf die erste Zeit der Entwickelung der Placenta beschränkt, fehlt in der späteren vielfach vollkommen; ebenso das Extravasieren von Blut. Es ist also der Foetus hier im Placentarbezirk wesentlich auf den Stoffwechsel von Gefäß zu Gefäß angewiesen; doch bezieht er bei vielen Formen offenbar noch Nährmaterial außerhalb der Placenta aus demjenigen Abschnitt der Uteruswand, welchem die Nabelblase angelagert ist, deren Gefäßsystem dann während der ganzen Dauer der Tragzeit in Funktion bleibt.

Auch bei den Ernährungsverhältnissen in der menschlichen und den dieser nahestehenden Affenplacenten liegt das Schwergewicht der Ernährung in dem Gasaustausch von Gefäß zu Gefäß. Alle anderen Formen stehen durchaus zurück. Und meines Erachtens tritt demgegenüber auch die frühe innige Verbindung der Fruchtblase mit der

Uteruswand und der bei dieser stattfindende Zerfall mütterlichen Gewebes durchaus in den Hintergrund: er bahnt jedenfalls nur den Weg, auf welchem die bleibende Form entwickelt wird, und zerfallendes Gewebe dürfte als direktes Nährmaterial lediglich in der ersten Zeit der Placentarbildung eine geringe Rolle spielen. Schon die Zeit, während welcher hier andere Ernährungsformen Platz greifen könnten — Teile des 1. Graviditätsmonats, vielleicht nur Tage — kommt gegenüber der insgesamt so langen Tragzeit kaum in Betracht. Dagegen ist eine Erleichterung des Stoffwechsels von Gefäß zu Gefäß durch die enorme Erweiterung der mütterlichen Blutbahn zum intervillösen Raum gegenüber solchen Placenten anzunehmen, bei welchen die mütterlichen Blutwege durch einzelne enge Straßen repräsentiert werden.

Vergleicht man alle diese Ernährungsapparate für die Föten der verschiedenen Säuger-Ordnungen miteinander, so muß man sagen, daß sich in der That eine brauchbare Reihe vom Niederen zum Höheren ungezwungen nicht konstruieren läßt. Daß jedenfalls ein Teil der Einrichtungen als gleichwertig nebeneinander steht.

Daß alle vorhandenen Unterschiede physiologisch in gewissem Sinne ohne Bedeutung sind, beweist der Umstand, daß alle eben zur Erhaltung der Art ausreichen: beweisen ferner die Thatsachen der Pathologie und Teratologie der Placenta.

Wenn wir unseren Blick über das Normale hinaus in diese Gebiete gehen lassen, wenn wir sehen, unter welchen Bedingungen Placenten sich anlegen können, die zur vollkommenen Entwickelung eines ausgebildeten Foetus führen, so bekommt man den Eindruck, daß es für den Foetus schließlich fast gleichgiltig sei, wo er sich verankert und sein Nährmaterial her bezieht; daß er für den Notfall auch bis zu voller Entwickelung mit dem magersten Boden auskommt.

Wir finden wohl kaum ein zweites Beispiel in der Tierreihe dafür, daß physiologisch gleichartige Organe in einer solchen Weise in ihren gröberen Bauverhältnissen voneinander abweichen, wie wir das bei den Placenten sehen, und man staunt stets wieder, wenn man bis dahin ununtersuchte Placentarformen betrachtet, wie in unendlicher Variation immer neue Besonderheiten auftreten, wie Säuger, welche die Systematik einander sonst nahestellt, gerade im Placentarbau die weitgehendsten Abweichungen aufweisen. Ein Umstand, welcher der Arbeit in unserem Gebiet immer neuen Reiz gewährt.

Geschichtliches.

Die Grundzüge von dem Aufbau der Embryonalhüllen der Säuger sind bereits den Naturforschern und Aerzten des Altertumes bekannt gewesen, wie die Terminologie ohne weiteres lehrt; denn ein Teil dieser ist ihnen bereits geläufig. Der Terminus Chorion wird von Aristoteles und von Galen gebraucht; der letztere nennt auch das Amnion und die Allantois.

Auch den Mutterkuchen kannten Aristoteles und Galen: die griechischen Aerzte bezeichneten ihn als *σάρξ*, denselben mit den übrigen Embryonalhüllen als *τὰ δεύτερα*.

Die Bezeichnung Placenta rührt von Realdus Columbus (1559) her; kurz nach ihm gebraucht sie Falloppia (1561), während Arantius (1564) statt dessen Hepar uterinum sagt.

Die allgemeinen Verhältnisse der Embryonalhüllen der Säuger und namentlich deren Beziehungen zu denen der Vögel wurden erst im Anfang des 19. Jahrhunderts von Oken und Kieser (1806) richtig gedeutet. Und ein wirkliches Verständnis vom Aufbau der einzelnen Hüllen war erst möglich, als man sich nicht mehr damit begnügte, vorgeschrittenere Stadien der Ausbildung der Embryonalhüllen zu betrachten, sondern anfing, den Entwickelungsgang von frühen Zeiten an in den Kreis der Beobachtungen zu ziehen. Dies war erst möglich auf Grundlage der Entdeckungen von K. Fr. Wolff und Pander, und es geleistet zu haben, ist in erster Linie das Verdienst von K. E. v. Baer.

Die Entstehung der Embryonalhüllen der Säuger wird von ihm in dem Buche „Ueber Entwickelungsgeschichte der Tiere“ behandelt (Bd. II, 1834). Hier schließt v. Baer an seine Untersuchungen über die Embryonalhüllen des Hühnchens an und zeigt für eine Reihe von Säugern, daß in den Grundzügen die Entwickelung der Embryonalhüllen bei diesen ähnlich verläuft wie beim Hühnchen. Schematische Figuren erläutern die Verschiedenheiten, welche sich gegenüber dem Entwickelungsgang des Vogelembryo ergeben.

Ueber den Bau der Placenta hat v. Baer weniger Untersuchungen angestellt; er beschränkt sich auf Bemerkungen allgemeinerer Natur und hebt, auf Injektion der Gefäßbahnen gestützt, hervor, daß ein direkter Zusammenhang zwischen mütterlichen und fötalen Gefäßen nicht vorhanden sei.

Dasselbe hatte er auch bereits in seinen älteren „Untersuchungen über die Gefäßverbindungen zwischen Mutter und Frucht in den Säugetieren“ 1828 nachgewiesen, wo er gegen Haller polemisiert, der noch einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen mütterlichen und fötalen Gefäßen annahm.

Durch Injektionspräparate, von denen er sehr zierliche Abbildungen liefert, wies v. Baer für Schwein, Schaf, Hund und für den Menschen nach, daß der Kreislauf des Foetus von dem der Mutter getrennt ist. Gleichzeitig giebt er eine Uebersicht über die verschiedenen typischen Placentarformen.

An die Arbeiten von v. Baer schließen die Untersuchungen einer Reihe hervorragender Anatomen, Physiologen und Zoologen aus dem Anfange des 19. Jahrhunderts an, welche sich mit der vergleichenden Anatomie der Embryonalhüllen der Säuger beschäftigten, in den Hauptsachen aber auf den Beobachtungen v. Baer's fußten.

Ueber die menschliche Placenta hat schon ein Jahrhundert früher (1725) Vater grundlegende Beobachtungen mitgeteilt; er beschrieb, wie die Uteringefäße in die Placenta eintreten und sich in Sinus öffnen, in welche zugleich die Zotten des Chorion eintauchen, succumque nutritium ex eo absorbent. Ihm hat sich Noortwyk (1743) angeschlossen, und auch Monro (1751) hat die Sinus gesehen.

Wohl unabhängig von diesen älteren Autoren, aber nach ihnen, hat John Hunter, den v. Herff neuerdings als den Entdecker des Placentarkreislaufes anführt, das Verhalten der Venen und Arterien des Uterus gravidus zur Placenta an Injektionspräparaten festgestellt. J. Hunter hat jedenfalls injizierte Venen und Arterien aus der Uteruswand in die Placenta verfolgt und durch die Gefäße Injektionsmasse in den intervillösen Raum gebracht, und W. Hunter hat seine Beobachtungen in seine Darstellung des Uterus gravidus übernommen.

Den Verlauf der größeren Umbilicalgefäße auf der Placenta hat

Wrisberg, den der feineren J. F. Lobstein (1802) beschrieben, dem allerdings bei seiner Schilderung z. B. von offenen Venen in den Zotten nicht unerhebliche Irrtümer untergelaufen sind.

Bei E. H. Weber findet man bereits eine im allgemeinen sehr exakte Schilderung vom Aufbau der menschlichen Placenta, wenn auch Einzelheiten der Korrektur bedurften. So giebt Weber nach Untersuchung mit Luft gefüllter Uterinvenen an, daß zwar Zottenbüschel in Venen hineinhingen, aber nicht frei in denselben flottierten, sondern eine feine Innenhaut der Vene in das Lumen derselben vorstülpten. Weber faßt den ganzen intervillösen Raum als ein System von Venennetzen oder als venösen Sinus auf; er redet von den sinubus uteri et placentae.

Die fötalen Gefäße sind nach ihm von den mütterlichen vollkommen getrennt, und wenn bei Injektion z. B. von Quecksilber in die Umbilicalgefäße die Injektionsmasse in die Uterinvenen ginge, wie dies beschrieben wurde, so wäre das nur durch Zerreißung der Zottengefäße zu erklären. Ganz natürlich sei es dagegen, wenn, wie W. Hunter schildert, Injektionsmasse, die durch die Substanz des Nabelstranges in den Placentarraum gebracht wurde, in die Uterinvenen abliefe.

Das Vorkommen von Lymphgefäßen der Placenta mit Abflußwegen in den Nabelstrang, das Mascagni, Cruikshank, Wrisberg und Fohmann beschrieben hatten, stellt E. H. Weber in Abrede; seine Vorstellung von der physiologischen Thätigkeit der Placenta ist im wesentlichen zutreffend.

An E. H. Weber schloß sich dann Eschricht an, welcher, wie Weber, die zu den Cotyledonen der Placenta gehenden und aus denselben austretenden mütterlichen Gefäße kennt, entgegen Seiler, welcher ein Eindringen dieser in die Placenta leugnete.

Auch in der Beurteilung der fötalen Gefäße, sowie in der Auffassung der topographischen und physiologischen Beziehungen der mütterlichen und fötalen Gefäße zu einander folgt Eschricht dem Vorgang von Weber.

Dagegen weicht Eschricht — zu Unrecht — von Weber in der Darstellung des Verlaufes der mütterlichen Gefäße innerhalb der Placenta ab und schildert letzteren, wohl durch vergleichend-anatomische Beobachtungen, deren er viele ausgezeichnete gemacht, beeinflußt, so, wie man ihn bei vielen Tieren findet, daß nämlich ein fötales und ein mütterliches Kapillarsystem ineinander greifen.

E. H. Weber hat sich auch mit der vergleichenden Anatomie der Placenta beschäftigt und (1835) eine Gruppierung der Säuger nach dem Bau derselben gegeben, zuerst Indeciduata und Deciduata unterschieden.

Mit großer Gründlichkeit behandeln die Physiologen aus der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts die Lehre nicht nur von den Verrichtungen, sondern auch vom Bau der Placenta; ich verweise in dieser Beziehung auf die Darstellungen von Valentin, von Burdach und vor allem von Wagner, der auch eigene Beobachtungen bringt.

Joh. Müller schließt sich in seiner Physiologie an die älteren Autoren an, giebt (z. B. Meckel's Arch. 1830) aber auch Abbildungen von jungen menschlichen Embryonen in ihren Hüllen, welche in der gleichzeitigen Litteratur vielfach citiert werden.

Im Anschluß an die erwähnten grundlegenden Arbeiten wird dann in der Mitte des vorigen Jahrhunderts von einer großen Zahl von Embryologen eine Fülle von vergleichend-anatomischem und menschlichem Material durchgearbeitet, vieles hauptsächlich makroskopisch, dann aber auch mit Hilfe des Mikroskopes.

Wir nennen hier Bischoff, der allerdings in seinen bekannten Monographien und in seiner durch Korrektheit und Präcision der Darstellung hervorragenden Entwickelungsgeschichte, was die Embryonalhüllen und die Placenta anlangt, sich hauptsächlich auf v. Baer stützt, Rathke, Cuvier, Velpeau, Coste, der in seinem Atlas mustergiltige Abbildungen bringt, übrigens von Bischoff in seinen Untersuchungsergebnissen sehr scharf kritisiert wird, Thomson, Robert Lee, J. C. Mayer, Seiler, Reichert, und würden diese Liste leicht verlängern können.

Wie für andere Gebiete, so hat auch für dasjenige der menschlichen Placenta Hyrtl seine Meisterschaft in der Injektionstechnik verwertet; die Ergebnisse der Arbeit sind in dem bekannten Atlas niedergelegt.

Bei den Autoren, welche nach Mitte des vergangenen Jahrhunderts gearbeitet haben, tritt das Bestreben hervor, die Fortschritte, welche durch die Verbesserungen des Mikroskopes und der mikroskopischen Technik gegeben waren, für unsere Kenntnisse vom Aufbau der Embryonalhüllen und der Placenta zu verwerten.

Wir heben an dieser Stelle in erster Linie die Arbeiten von Ercolani und von Turner hervor, ferner die von Tafani, und verweisen auf die eingehende Darstellung über den gleichen Gegenstand in Kölliker's Entwickelungsgeschichte. Im übrigen können wir damit unsere Uebersicht zum Abschluß bringen. Denn aus der großen Zahl der in den letzten 30 Jahren über Embryonalhüllen und Placenta erschienenen Arbeiten, welche unser Verzeichnis enthält, haben wir die wesentlicheren bereits oben in unserer Darstellung besonders hervorgehoben.

Litteratur.

Es wird zugleich verwiesen auf A. L. II, sowie A. L. III, 10 u. 11, insbesondere auf A. L. III, 10 ***Duval, Fleischmann, Hubrecht, Keibel, Martin, Selenka*** *und A. L. III, 11* ***Keibel, Marchand,*** *Graf* ***Spee,*** *Kap. III* ***Assheton.***

Ackermann, Th. *Zur normalen und pathologischen Anatomie der menschlichen Placenta. Intern. Beitr. wiss. Med. Berlin* ***1891.***

Ahlfeld, F. *Die Allantois des Menschen und ihr Verhältnis zur Nabelschnur. Arch. Gyn. Bd. X.*

— *Zur Genese der Amnionzotten. Arch. Gyn. Bd. VII.* ***1875.***

— *Ueber die Persistenz des Dotterstranges in der Nabelschnur. Arch. Gyn. Bd. IX.* ***1876.***

— *Ueber die Persistenz der Dottergefäfse, nebst Bemerkungen über die Anatomie des Dotterstranges. Arch. Gyn. Bd. XI.* ***1877.***

— *Die Verwachsung des Amnions mit der Oberfläche der Frucht. Berichte und Arb. Geb. Gyn. Kl. zu Marburg. Bd. III. Leipzig* ***1886.***

— *Inwieweit ist das Fruchtwasser ein Nahrungsmittel für die Frucht? Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. XIV.* ***1888.***

— *Ueber Placenta praevia. Münch. med. Wochenschr. Bd. XXXV.* ***1888.***

— *Die Entstehung der Placenta praevia. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXI.*

Allen, W. *Omphalo-mesenteric remains in mammals. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XVII.* ***1883.***

Aschoff, L. *Beiträge zur Anatomie der Schwangerschaft. Beitr. z. path. Anat. u. allg. Path. Bd. XXV.*

Audion et **Nattan-Larrier.** *Examen histologique du placenta dans un cas de grossesse interstitielle. Bull. et Mém. Soc. anat. Paris. Sér. 6. Année* ***1875.***

Auvard, A. *Dimensions de l'œuf et insertion du placenta. Travaux d'obstétr. Paris* ***1889.***

Baer, C. E. von. *Untersuchungen über die Gefäfsverbindungen zwischen Mutter und Frucht in den Säugetieren. Ein Glückw. zur Jubelfeier S. Th. von Sömmerings. Königsberg* ***1828.***

Balfour, F. M. *On the evolution of the placenta and on the possibility of employing the characters of the placenta in the classification of the Mammalia. Proc. Zool. Soc. London.* ***1881.***

Bassett, J. Untersuchungen der Placenta bei Drillingen. Obstetr. Trans. Vol. XXIII. **1882.**

Bauer. Der puerperale Uterus des Frettchens. Anat. Hefte. No. 47. **1900.**

Baume. Ueber die Entwickelung der menschlichen Placenta. Wien. klin. Wochenschr. **1891.**

Bayer. Die Hypertrophie der Muskelfasern im graviden Uterus, ein Beitrag zur Lehre vom unteren Segment und der Placenta praevia. Centralbl. Gyn. Bd. XIII. **1889.**

Beauregard et **Boulart.** Note sur le placenta des ruminants. Journ. de l'anat. et phys. Paris. T. XXI. **1885.**

— — Note sur le placenta du cerf sica (Cervus sica). C. R. Soc. biol. T. II.

— — Note sur le placenta du Tragelaphus gratus. Bull. Mus. Hist. nat. Paris. No. 1. **1897.**

Beddard, F. E. Note on the presence of an allantoic anterior abdominal vein in Echidna. Zool. Anz. Bd. VII. **1884.**

Beneden, E. Van, et **Julin.** Recherches sur la formation des annexes foetales chez les mammifères (lapin et cheiroptères). Arch. biol. T. V. **1884.**

— De la fixation du blastocyste à la muqueuse utérine chez le murin (Vespertilio murinus). Acad. de méd. de Belgique, Sér. 3. T. XV. **1888.**

— De la formation et de la constitution du placenta chez le murin (Vespertilio murinus). Acad. de méd. de Belgique. Sér. 3. T. XV. **1888.**

Bergonzini, C. Osservazioni sopra gli annessi fetali di due embrioni umani di 13 e di 5 millimetri di lunghezza. Rassegna d. sc. med. Modena. Vol. VI. **1891.**

Bernard, Cl. Sur une nouvelle fonction du placenta. C. R. Acad. sc. Paris. T. XLVIII. **1859.**

Bischoff, Th. L. W. Beiträge zur Lehre von den Eihüllen des menschlichen Foetus. Bonn **1834.**

Blacher, K. Ein Beitrag zum Bau der menschl. Eihüllen. Arch. Gyn. Bd. X. **1876.**

— Noch ein Beitrag zum Bau der menschlichen Eihüllen. Arch. Gyn. Bd. XIV. **1879.**

— Ein Beitrag zum Bau der menschlichen Eihüllen. Arch. Gyn. Bd. LVII. **1899.**

— Noch ein Beitrag zum Bau der menschlichen Eihüllen. Arch. Gyn. Bd. LIX.

Blencke. Ein Beitrag zur Kenntnis des Verhältnisses zwischen Placenta und Entwickelung der Frucht. Diss. Würzburg. **1895.**

Bloch, L. Ueber den Bau der menschlichen Placenta. Beitr. path. Anat. u. allg. Path. Bd. IV. **1889.**

Bonnet, R. Ueber die Eihäute der Wiederkäuer. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. II. **1883.**

— Die Eihäute des Pferdes. Verh. Anat. Ges. Berlin. Bd. III. **1889.**

— Beiträge zur Embryologie. Anat. Hefte. Bd. IX.

— Ueber Embryotrophe. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. **1899.** No. 45.

Bossi, L. M., und **Conti, A.** Contributo allo studio anatomico e clinico delle anomalie della placenta. Mem. Accad. med. Genova. **1888.**

Boulart, B. Note sur le placenta du Cervus mexicanus. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 9. **1888.**

Braxton Hicks. Some remarks on the anatomy of the human placenta. Journ Anat. and Phys. London. Vol. VI. **1872.**

— The anatomy of the human placenta. Obstetr. Trans. Vol. XIV. **1873.**

Breschet, G. Recherches anatomico-pathologiques et chimiques sur la matière colorante du placenta de quelques animaux. Ann. sc. nat. T. XIX. **1830.**

— Etudes anatomiques, physiologiques et pathologiques de l'œuf dans l'espèce humaine. Paris **1832.**

— Recherches anatomiques et physiologiques sur la gestation des quadrumanes. Mém. Acad. sc. Paris. T. XIX. **1845.**

Buchmann, A. M. Diverticulum (Meckel's) of small intestine. Journ. de l'anat. et phys. T. XXVII. **1893.**

Bumm, E. Utero-placentargefäſse. Münch. med. Wochenschr. Bd. XXXVI; Arch. Gyn. Bd. XXXV. **1889.**

— Ueber die Gefäſse der Placenta. Münch. med. Wochenschr. Bd. XXXVI. **1889.**

— Zur Kenntnis der Utero-placentargefäſse. Arch. Gyn. Bd. XXXVII. **1890.**

— Ueber die Entwickelung der menschlichen Placenta. Münch. med. Wochenschr. Bd. XXXVIII. **1893.**

— Ueber die Entwickelung des mütterlichen Blutkreislaufes in der menschlichen Placenta. Arch. Gyn. Bd. XIII. **1893.**

Burckhard. Die Implantation des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut und die Umbildung derselben zur Decidua. Arch. mikr. Anat. Bd. LVII. **1901.**

Cadiat. L'allantoïde. Gaz. méd. Paris. Sér. 4. T. VI. **1877.**

Caldwell, W. H. On the arrangements of the embryonic membranes in marsupial animals. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXIV. **1884.**

Cane, Fr. E. The functions of the amnion. Lancet. Vol. II. **1888.**

Carusco, F. *Sulla sede normale della placenta. Atti Soc. ital. ostetr. ginec. Vol. III. Arch. ostetr. ginec. Anno 4. No. 2.* **1897.**
Chabry, L., et Boulart. *Note sur un foetus de dauphin et ses membranes. Journ. de l'anat. et phys. Paris. T. XIX.* **1883.**
Chapman, H. C. *Placenta of Macacus cynomolgus. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia.* **1880.**
— *The placenta and generative apparatus of the elephant. Journ. Acad. nat. Sc. Philadelphia. Ser. 2. Vol. VIII.* **1881.**
— *La gestation et le placenta de l'éléphant (Elephas Asiaticus). Compt. Rend. Soc. biol. Sér. 11. T. I. No. 21.*
— *On a foetal kangaroo and its membranes. Proc. Acad. nat. Sc. Philad.* **1881.**
— *On a foetal kangaroo and its membranes. Ann. Mag. nat. Hist. Ser. 5. Vol. IX.* **1882.**
Chatellier, H. *Etude sur un point de l'anatomie du placenta chez les femelles du rat blanc. Nouv. Arch. obstétr. et gynéc. Paris* **1886.**
Cohnstein. *Beiträge zur Lehre der Placentarverwachsung. Arch. Gyn. Bd. XXXVI.* **1889.**
Colucci, V. *Sulla vera natura glandolare della porzione materna della placenta nella donna e negli animali. Mem. R. Accad. sc. Istit. di Bologna. Vol. VII.* **1886.**
Coste, P. *Formation du placenta dans l'espèce humaine. C. R. Acad. sc. Paris. T. I.* **1835.**
— *Vésicule allantoïde observée dans l'œuf des kanguroos. C. R. Acad. sc. Paris. T. V.* **1837.**
Creighton, Ch. *On the formation of the placenta in guinea-pig. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XII.* **1878.**
— *Further observations on the formation of the placenta in the guinea-pig. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XIII.* **1879.**
Couivenberghe, Ch. Van. *Sur l'anatomie physiologique et la pathologie du placenta. Gand. Diss.* **1871.**
Curie, E. *Sur la communication directe placentaire de la mère au foetus. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 8. T. I.* **1884.**
Dalrymple, J. *On the structure and functions of the human placenta. Med.-chir. Trans. London. Vol. XXV.* **1842.**
Dastre, C. *Du placenta foetal des pachydermes. Ann de gynéc. T. V.* **1876.**
Dastre, A. *Recherches sur l'allantoïde et le chorion de quelques mammifères. Ann. sc. nat. Sér. 6. T. III.* **1876.**
Davidsohn. *Ueber die Arteria uterina und das untere Uterinsegment. Diss. Strafsburg.* **1892.**
Delore, X. *Etude de la circulation maternelle dans le placenta. Ann. de gyn. T. I.* **1874.**
Dixon, A. Fr. *Demonstration of some early human Ova. Trans. R. Acad. Med. Ireland. Vol. XV.* **1897.**
Dobrynin, P. v. *Ueber die erste Anlage der Allantois. Sitz.-Ber. Akad. wiss. Wien. Bd. LXIV.* **1871.**
Döderlein. *Bedeutung und Herkunft des Fruchtwassers. Centralbl. Gyn. Bd. XIII.* **1889.**
— *Vergleichende Untersuchungen über Fruchtwasser und fötalen Stoffwechsel. Arch. Gyn. Bd. XXVII.* **1890.**
— *Ueber Herkunft u. Bedeutung d. Fruchtwassers. Verh. Ges. Gyn. Leipzig. Bd. III.* **1890.**
Döring. *Die Entdeckung des Utero-placentar-Kreislaufes durch John und William Hunter nebst Bemerkungen über Uteroplacentargefäfse bei Syphilis. Diss. Halle.* **1898.**
Dohrn, R. *Ein Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der reifen menschlichen Eihüllen. Monatsschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXVI.* **1865.**
Doormann. *De vasthechting van de kiemblaas aan de uteruswand by het konijn. Utrecht. Inaug.-Diss. Leiden.*
Dreier. *Einiges über das Amnios der Kuh. Diss. Würzburg.* **1854.**
Dugès, A. *Lettre relative à la placentation du Dasypus novemcinctus. Ann. sc. nat., Zool., Sér. 6. T. IX.* **1880.**
Duncan, J. M. *Note of a proof of the free intercommunication near the chorionic surface, between different parts of the system of maternal cells and blood caverns of the placenta, in the same, and in different cotyledons. Edinb. obstetr. Soc. Vol. III.* **1875.**
Duval, M. *Sur les premières phases du développement du placenta du cobaye. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 8. T. IV.* **1887.**
— *Sur les premières phases du développement du placenta du lapin. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 8. T. IV.* **1887.**
— *Les placentas discoïdes en général à propos du placenta des rongeurs. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 8. T. V.* **1888.**
— *Le placenta des rongeurs. Journ. de l'anat. et phys. T. XXVII.* **1889. 1890. 1891. 1892.**
— *Les placentas discoïdes. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 8. T. V.* **1888.**
— *L'ectoplacenta de la souris et du rat. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 9. T. II.* **1890.**

Duval, M. *La couche plasmodiale endovasculaire du placenta maternel. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 9. T. II.* ***1890.***
— *Le placenta des Carnassiers. Journ. de l'anat. et phys. Année 30.*
— *Etudes sur l'embryologie des Chiroptères. Journ. de l'anat. et phys. Année 31, 32.*
Eberhardt. *Ueber Gerinnungen in der Placenta. Diss. Bern.* ***1891.***
Eckhardt, C. Th. *Beiträge zur Anatomie der menschlichen Placenta. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XIX.* ***1890.***
Eden. *A study of the human placenta physiological and pathological. J. of Path. and Bact. Vol. V. No. 3. Siehe auch Centralbl. f. Gyn.* ***1895.***
Emanuel, R. *Ueber Eihautsverhältnisse bei Zwillingsschwangerschaft. Diss. Würzburg.* ***1887.***
d'Erchia, P. *Contributo allo studio dell' utero gravido e puerperale. Boll. R. Accad. med. Genova. Anno 14. No. 1.*
— *Beitrag zum Studium des schwangeren und puerperalen Uterus. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XL.* ***1899.*** *Vgl. auch: Atti della Società italiana di ost. e gin. Vol. V. Roma* ***1898.***
Ercolani, G. B. *Sul processo formativo della porzione glandulare o materna della placenta. Mem. R. Accad. sc. Istit. di Bologna. Ser. 2. Vol. IX.* ***1870.***
— *Delle malattie della placenta. Mem. R. Accad. sc. Istit. di Bologna. Ser. 2. Vol. X.* ***1870.***
— *De la portion maternelle du placenta chez les mammifères. Journ. zool. Vol. I.* ***1872.***
— *Sulla parte che hanno le glandule otricolari dell' utero nella formazione della porzione materna della placenta. Mem. R. Accad. sc. Istit. di Bologna. Ser. 3. Vol. III.* ***1873.***
— *Della struttura anatomica della caduca uterina nei casi di gravidanza extrauterina nella donna. Mem. R. Accad. sc. Istit. di Bologna. Ser. 3. T. IV.* ***1874.***
— *Della placenta nei mostri per inclusione e nei casi di gravidanza extrauterina nella donna e in alcuni animali. Mem. R. Accad. sc. Istit. di Bologna. Ser. 3. Vol. V.* ***1875.***
— *Sulla errate apparenze macroscopiche che hanno impedito fino ad ora di conoscere l'intima della placenta ecc. Arch. sc. med. Torino. Vol. I.* ***1876.***
— *Sulla unità del tipo anatomico della placenta nei mammiferi e nell' umana specie e sull' unità fisiologica della nutrizione dei fetti in tutti i vertebrati. Mem. R. Acad. sc. Istit. di Bologna. Ser. 3. Vol. VII.* ***1877.***
— *Nuove ricerche sulla placenta nei pesci cartilaginosi e nei mammiferi e delle sue applicazioni alla tassonomia zoologica e all' antropogenia. Mem. R. Accad. sc. Istit. di Bologna. Ser. 3. Vol. X.* ***1880.***
— *Nuove ricerche di anatomia normale e patologica sulla placenta dei mammiferi e della donna. Tre lettere al chiarissimo Signore Prof. A. Kölliker. Mem. R. Accad. sc. Istit. di Bologna. Ser. 4. Vol. IV.* ***1883.*** *Résumé français par l'auteur: Arch. ital. biol. Vol. IV.* ***1883.***
— *Sulle alterazioni patologiche portate dalla sizilide nella placenta umana. Bull. sc. med. Bologna. Ser. 6. Vol. VI.* ***1883.***
Essen-Möller, E. *Ueber einige Gefäfsanomalien der Placenta (Vasa aberrantia) nebst Bemerkungen zur velamentösen Insertion der Nabelschnur. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXIII.*
Favre, A. *Ueber den weifsen Infarct der menschlichen Placenta. Arch. path. Anat. Bd. CXX.* ***1890.***
Fehling, H. *Physiologische Bedeutung des Fruchtwassers. Arch. Gyn. Bd. XIV.* ***1879.***
Finzi. *Sulla struttura normale della placenta umana e sull' infarcto bianco della medesima. Rif. med. Napoli. Vol. VII.* ***1891.***
Fleischmann, A. *Ueber die erste Anlage der Placenta bei Raubtieren. Sitz.-Ber. med. Ges. Erlangen. Bd. XIX.* ***1886.***
— *Entwickelung und Struktur der Placenta bei Raubtieren. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Bd. XXXV.* ***1891.***
— *Der einheitliche Plan der Placentarbildung bei Nagetieren. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.* ***1892.***
Flourens. *Recherches sur les communications vasculaires entre la mère et le foetus. Ann. sc. nat., Zool. Sér. 2. T. V.* ***1836.***
Fournier de Lempdes. *Formation des annexes embryonaires et du placenta. Paris* ***1893.*** *Thèse.*
Fraenkel, L. *Vergleichende Untersuchungen des Uterus und Chorionepithels. Arch. Gyn. Bd. LV.*
— *Untersuchungen über die Decidua circumflexa und ihr Vorkommen bei Tubenschwangerschaft. Arch. Gyn. Bd. XLVII. (Auch Diss. München.* ***1894.****)*
— *Demonstration über Placenta praevia. Verhandl. Deutsch. Ges. f. Gyn. 8. Vers. Berlin.*
— *Kreifsender Uterus mit Placenta praevia totalis. Arch. Gyn. Bd. LIX.*

Frank, L. *Accessorische Placenten beim Rinde. Deutsche Zeitschr. Tiermed.* **1875.**

v. Franqué. *Die Entstehung der velamentösen Insertion der Nabelschnur. Sitz.-Ber. Phys.-med. Ges. Würzburg.* **1900.**

— *Weitere Bemerkungen zur Insertio velamentosa. Centralbl. Gyn.* **1900.** *No. 21.*

Frommel, R. *Zur Entwickelung der Decidua und Placenta bei Mäusen. Mitt. Morph.-phys. Ges. München.* **1883.**

— *Entwickelung der Placenta. Münch. med. Wochenschr. Bd. XXXV.* **1888.**

— *Ueber die Entwickelung der Placenta von Myotus murinus; ein Beitrag zur Entwickelung der discoidalen Placenta. Wiesbaden* **1888.**

Froriep. *Junge menschliche Embryonen. Med. Korrespondenzbl. d. würtemb. ärztl. Ver. Bd. LXVIII. No. 15.*

Garrod, A. H., *and* **Turner, W.** *The gravid uterus and placenta of Hyomoschus aquaticus. Proc. Zool. Soc. London. Vol. IV.* **1878.**

Gervais, P. *Addition au mémoire de M. Turner. Journ. zool. T. I.* **1872.**

Giacomini, C. *Un œuf humain de 11 jours. Arch. ital. de biol. T. XXIX. F. 1.*

Godet, R. *Recherche sur la structure intime du placenta du lapin. Inaug.-Diss. Bern.* **1877.**

Göhre, R. *Dottersack und Placenta des Kalong. Selenka's Stud. üb. Entwickel. d. Tiere. H. 5. Wiesbaden* **1892.**

Goodsir, J. *Structure of the human placenta. Goodsir's anat. path. Observ. Edinburgh* **1845.**

Gottschalk, S. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der menschlichen Placenta. Arch. Gyn. Bd. XXXVII.* **1890.**

— *Zur Entwickelungsgeschichte der menschlichen Placenta. Verh. d. X. internat. med. Kongresses, Berlin* **1890.** *Bd. III. Abt. 8.*

— *Weitere Studien über die Entwickelung der menschlichen Placenta. Arch. Gyn. Bd. XI.* **1891.**

Zur Lehre von den Placentarverhältnissen und den placentaren Gefäßverbindungen eineiger Zwillinge. Arch. Gyn. Bd. LI.

Gottschalk, M. *Placenta duplex. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXIV.* **1892.**

Grandis, V. *Studi sulla composizione della placenta. Componenti solidi e liquidi, sostanze organiche, materie estrattive ed albuminose della placenta. Atti d. R. Accad. d. Lincei, Cl. di sc. fis e. nat. (Rendiconti). Ser. 5. Vol. IX. Fasc. 5. Sem. 1.*

Greman, M. S. *Observations of the placentation of the cat. Amer. Nat. Vol. XXIII.* **1889.**

Guicciardi, G. *La decidua in rapporto alla gravidanza molare e alla ritenzione di residui ovulari. Ann. di ostetric. e ginecol. Anno 21. No. 7.*

Guldberg *and* **Nansen.** *On the development and structure of the Whale. Bergens Museum. Bd. V.* **1894.**

Gulland *and* **Hart.** *On the structure of the human placenta with special reference to the origin of the decidua reflexa. Lab. Rep. Coll. Physicians. Edinb. Vol. IV.* **1892.**

Gusserow, A. *Zur Lehre vom Stoffwechsel des Foetus. Arch. Gyn. Bd. III.* **1872.**

— *Zur Lehre vom Stoffaustausch zwischen Mutter und Frucht. Arch. Gyn. Bd. XIII.* **1878.**

Hahn. *Ein Stadium der Placentarentwiekelung. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXXIV.*

— *Zur Entwickelung der Placentarform. I. Die normale Atrophie der Placenta. Diss. Breslau.* **1896.**

Haidlen, R. *Ein Beitrag zur Lehre vom Fruchtwasser. Arch. Gyn. Bd. XXV.* **1885.**

Hansen, S. A. *Ein Beitrag zur Persistenz des Ductus omphaloentericus. Kiel* **1885.**

Harnack, E. *Ueber die Zusammensetzung einer Hydramnionflüssigkeit und den relativen Salzgehalt in serösen Flüssigkeiten. Berl. klin. Wochenschr. Bd. XXV.* **1888.**

Hart, D. Berry. *The minute anatomy of the placenta in extrauterine gestation. Edinb. Med. Journ. No. CLXII.* **1889.**

— *and* **Charter, J. T.** *A contribution to the sectional anatomy of avanced extrauterine gestation. Edinb. Med. Journ. Vol. XXXIII.* **1887.**

— *and* **Gulland.** *On the structure of the human placenta with special reference to the origin of the decidua reflexa. Reports from the Laboratory of the Royal College of Physicians. Edinburgh* **1892.**

Harting, P. *Het ei en de placenta von Halicore dugong met en overzicht van de placentavorming bij zoogdieren vann verschillende orden. Utrecht. Inaug.-Diss.* **1878.**

— *On the ovum and placenta of the dugong. (Abstract by Prof. Turner.) Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XIII.* **1879.**

Haselberg, W. *Ein anatomischer Beitrag zur Frage nach der Bestimmung des Placentarsitzes. Diss. Berlin.* **1898.**

Hegar. *Die Placenta materna am Ende der Schwangerschaft. Monatsschr. Geburtsh. Bd. XXIX.* **1867.**

Heinricius, G. *Ueber die Entwickelung und Struktur der Placenta beim Hunde. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVII.* **1889.**

— *Die Entwickelung der Hundeplacenta. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Bd. IX.* **1889.**

Heinricius, G. *Ueber die Entwickelung und Struktur der Placenta bei der Katze. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVII.* **1891.**

Heinz, R. *Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der menschlichen Placenta. Arch. Gyn. Bd. XXXIII.* **1888.**

Hennig, C. *Ueber die Kapseln der Allantois und über Placenta. Sitz.-Ber. nat. Ges. Leipzig.* **1890.**

— *Ueber die Eihüllen einiger Säugetiere. Sitz.-Ber. nat. Ges. Leipzig. Bd. I.* **1875.**

— *Studien über den Bau der menschlichen Placenta und über ihr Erkranken. Leipzig* **1872.**

— *Bemerkungen über den Bau der Placenta. Arch. Gyn. Bd. XIII.* **1878.**

— *Ueber die Allantois. Sitz.-Ber. nat. Ges. Leipzig. Jahrg. 22/23.* **1897.**

v. Herff, O. *Die Placenta und ihre Eihüllen. Centralbl. Gyn. Jahrg. 21. No. 40.* **1897.**

— *Ueber die Placenta und ihre Eihüllen. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte, 69. Vers. Braunschweig 1897. T. II. Heft 1.* **(1898.)**

— *Beiträge zur Lehre von der Placenta und der mütterlichen Eihüllen. II. Zur Lehre von der Placenta praevia. Zeitschr. Gyn. Bd. XXXVI.* **1897.**

— *Bemerkungen zur Anatomie und Entwickelung der Placenta circumvallata (marginata) Festschr. d. Kgl. Univ. Halle v. d. Naturf. Ges. zu Halle.*

Hill, J. P. *Preliminary note on the occurrence of a placental connection in Perameles obesula and on the foetal membranes of certain Macropods. Proc. of the Linnean Soc. of New South Wales. Vol. X. Nov.* **1895.**

— *The placentation of Perameles (Contributions to the Embryology of the Marsupialia). Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. CLIX. (Vol. XL. Pt. 3.)* **1897.**

— *On the foetal membranes, placentation and parturition of the native cat (Dasyurus viverrinus). Anat. Anz. Bd. XVIII.* **1900.**

His, W. *Die Umschliefsung der menschlichen Frucht in den frühesten Zeiten der Schwangerschaft. Arch. Anat. u. Phys.* **1897.**

Hofmann, W. *Ueber die Herkunft des Fruchtwassers. Inaug.-Diss. Würzburg.* **1888.**

Hofmeier, M. *Placenta praevia in der Tube. Festschr. z. Feier ihres 50-jähr. Bestehens, herausg. v. d. Phys.-med. Ges. Würzburg* **1899.**

— *Zur Anatomie der Placenta. Centralbl. Gyn. Bd. XIII.* **1889.**

— *Beiträge zur Anatomie und Entwickelung der menschlichen Placenta. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXXV.*

— *Die menschliche Placenta. Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie derselben. Wiesbaden* **1890.**

Holl, M. *Ueber die Blutgefäfse der menschlichen Nachgeburt. Sitz-Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. LXXXIII.* **1881.**

Hollard, H. *Sur le placenta des rongeurs et en particulier sur celui des lapins. Ann. sc. nat. Sér. 4. T. XIX.* **1863.**

v. Holst. *Der vorliegende Mutterkuchen. Monatsschr. Geb.* **1853.** *Bd. II.*

Homburger. *Die nachträgliche Diagnose der Lagerung des Eies im Uterus aus den ausgestofsenen Nachgeburtsteilen. Freund's gynäk. Klinik. Bd. I.* **1885.**

Home, Sir Everard. *On the placenta. Philos. Trans. R. Soc. London.* **1822.**

— *On the existence of nerves in the placenta. Philos. Trans. R. Soc. London.* **1825.**

Hotz, Anna. *Das Epithel des Amnions. Inaug.-Diss. Bern.* **1878.**

Hubrecht, A. A. W. *Keimblätterbildung und Placentation des Igels. Anat. Anz. Bd. III.* **1888.**

— *Blattumkehr im Ei des Affen. Biol. Centralbl. Bd. XIX. No. 5.*

— *Over die kiemblaas van mensch en aap en hare beteekenis vor de phylogenie der Primaten. Versl. Wit. nat. Afd. Akad. Wet. Amsterdam. D. 5.* **1897.**

— *Die Keimblase von Tarsius. Festschr. f. Gegenbaur. Leipzig* **1896.**

— *Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes. Amsterdam* **1895.**

— *Vadere toelichting omtrent het trophoblast der Zoegdieren. Versl. d. K. Acad. v. Wet. Amsterdam Afd. Natuurk.* **1893/94.**

— *De Placentatie van de spitsmuis (Sorex vulgaris L.). Verh. d. K. Akad. d. Wet. de Amsterdam. 2. Sect. Deel III.*

— *Ueber die Entwickelung der Placenta von Tarsius und Tupaja, nebst Bemerkungen über deren Bedeutung als hämatopoietische Organe. Extracted from the Proceedings of the international congress of zoology. Cambridge* **1898.**

— *Die Rolle des embryonalen Trophoblastes. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte, 69. Vers. Braunschweig* **1897.** *Teil II. Heft 1.*

Hyrtl, J. *Die Blutgefäfse der menschlichen Nachgeburt in normalen und anormalen Verhältnissen. Wien* **1870.**

Jacobsohn. *Untersuchungen über den weifsen Infarkt der Placenta. Zeitschr. Geb. Gyn. Bd. XX.* **1890.**

Jassinsky, P. *Zur Lehre über die Struktur der Placenta. Arch. path. Anat. Bd. XI.* **1867.**

v. Jhering. *Ueber die Fortpflanzung des Gürteltiere. Sitz.-Ber. Berl. Akad.* **1885.**
Johannsen, H. *Ueber das Chorionepithel des Menschen. Monatsschr. Geb. u. Gyn. Bd. V.* **1897.**
Joly, V. *Études sur le placenta de l'ai (Bradypus tridactylus Linn.), place que cet animale occupe dans la série des mammifères. C. R. Acad. sc. Paris. T. LXXXVII.* **1878.**
Kaltenbach. *Zur Pathogenese der Placenta praevia. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. XVIII.* **1890.**
Kastschenko, N. *Das menschliche Chorionepithel und dessen Rolle bei der Histogenese der Placenta. Arch. Anat u. Phys.* **1885.**
Keibel, Fr. *Zur Entwickelungsgeschichte des Igels. Anat. Anz. Bd. III. No. 22.* **1888.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte der menschlichen Placenta. Anat. Anz. Bd. IV.* **1889.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Harnblase. Anat. Anz. Bd. VI. No. 7.* **1891.**
— *Ein menschlicher Embryo mit scheinbar bläschenförmiger Allantois. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1891.**
— *Ueber die Harnblase und die Allantois des Meerschweinchens, nebst einer Bemerkung über die Entstehung des Nierenganges (Ureters) bei Säugern. Anat. Anz. Bd. VIII. No. 17.* **1893.**
Keilmann. *Die Entwickelungsbildungen der Placenta praevia. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXXIII.*
— *Placenta duplex. Deutsch. med. Wochenschr.* **1895.** *No. 45 u. 46.*
— *Der Placentarboden bei den deciduaten Tieren. Eine vergleichend-embryologische Studie. Ber. u. Arbeit. Univ.-Frauenklin. zu Dorpat. Wiesbaden, Bergmann,* **1894.** *Auch Diss. Dorpat* **1893.**
— *Ueber die verschiedenen Formen der Placenta beim Menschen. Sitz.-Ber. d. Naturf. Ges. d. Univ. Jurjew (Dorpat). Bd. X. Heft 2.* **1893. 1894.**
— *Die Entwickelungsbedingungen der verschiedenen Placentarformen. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u, Aerzte, 67. Vers. Lübeck* **1895.**
— *Eine Cervixplatte. Centralbl. f. Gyn.* **1897.** *No. 27.*
Kistiakowski, V. *De l'origine de l'eau de l'amnios dans ses rapports avec la fonction excrétoire des organes de digestion du foetus. Le Physiologiste Russe, Moscou. Vol. I.* **1899.**
Klaatsch, H. *Die Eihüllen von Phocaena communis Cuv. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVI.* **1885.**
Klebs, E. *Zur vergl. Anatomie der Placenta. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVI.* **1891.**
Klein, G. *Ueber die Entstehung der Placenta marginata. Arch. Gyn. Bd. XXXVI.* **1889.**
— *Entwickelung und Rückbildung der Decidua. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXII.* **1891.**
— *Makroskopisches Verhalten der Utero-placentargefäfse. In: Hofmeier, Die menschliche Placenta.*
— *Zur Entstehnng der Placenta marginata und succenturiata. In: Hofmeier, Die menschliche Placenta.*
Kleinwächter. *Ein Beitrag zur Anatomie des Ductus omphalomesentericus. Arch. Gyn. Bd. X.* **1876.**
Kollmann, J. *Ueber die Entwickelung der Placenta bei den Makaken. Anat. Anz. Bd. XVII. No. 24/25.*
Kölliker, A. *Ueber die Placenta der Gattung Tragulus. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg.* **1877.**
König, K. P. *Ueber Uteroplacentargefäfse, ihr makroskopisches und mikroskopisches Verhalten. Inaug.-Diss. Würzburg.* **1891.**
Kossmann. *Zur Histologie der Chorionzotten des Menschen. Festschr. f. Leuckart. Leipzig, Engelmann,* **1892.**
— *Studien zur normalen und pathologischen Anatomie der Placenta. Arch. Gyn. Bd. LXII.* **1899.**
— *Das Syncytium der menschlichen Placenta. Centralbl. f. Gyn. Jahrg. 17. No. 44.*
— *Zur Histologie der Extrauterinschwangerschaft, nebst Bemerkungen über ein sehr junges, mit der uterinen Decidua gelöstes Ei. Verh. d. Berl. Ges. f. Geb. u. Gyn. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. XXVII. Heft 1.*
— *Ueber das Carcinoma syncytiale und die Entstehung des Syncytium in der Placenta des Kaninchens. Centralbl. Gyn. Jahrg. 21. No. 40.* **1897.**
— *Zur Syncytiumfrage. Verh. d. deutsch. Ges. Geb. u. Gyn.* **1899.**
Koubasoff. *Passage des microbes pathogènes de la mère au foetus. C. R. Acad. sc. Paris. T. CI.* **1885.**
Krause, W. *Ueber die Allantois des Menschen. Arch. Anat. u. Phys.* **1875. 1876.**
— *Ueber die Allantois des Menschen. Zool. Anz. Bd. IV.* **1881.**
— *Ueber die Allantois des Menschen. Zeitschr. Zool. Bd. XXXVI.* **1881.**
Krüger, R, *Die Beziehungen der Entwickelung der menschlichen Nachgeburtsorgane zu derjenigen der Frucht. Schwerin (Inaug.-Diss.).* **1877.**

Krukenberg, G. Kritische und experimentelle Untersuchungen über die Herkunft des Fruchtwassers. Arch. Gyn. Bd. XXII. **1884.**

— Ueber die Durchlässigkeit der Eihäute. Arch. Gyn. Bd. XXXIII. **1888.**

Küstner, O. Das untere Uterinsegment und die Decidua cervicalis. Jena **1882.**

Kyburg. Beschreibung von Föten und peripheren Eiteilen einer Vierlingsgeburt nebst Musterung der Angaben über die Geschlechtsverhältnisse der einem Ei entstammenden Föten. Diss. Halle. **1878.** 8°.

Lamb, D. S. The Meckel diverticulum. Am. Journ. med. Sc. Vol. CV. **1893.**

Langhans, Th. Zur Kenntnis der menschlichen Placenta. Arch. Gyn. Bd. I. **1870.**

— Untersuchungen über die menschliche Placenta. Arch. Anat. u. Phys. **1877.**

— Ueber die Zellschicht des menschlichen Chorion. Beitrag z. Anat. u. Embryologie. Festgabe, F. G. S. Henle. **1888.**

— Ueber Glykogen in pathologischen Neubildungen und den menschlichen Eihäuten. Arch. pathol. Anat. Bd. CXX. **1890.**

— Syncytium und Zellschicht. Beitr. z. Geb. u, Gyn. Bd. V. 1. **1901.**

Laudenbach. K. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der menschlichen Placenta. Diss. Würzburg. **1897.**

Laulanié. Sur la nature de la néoformation placentaire et l'unité de composition du placenta. C. R. Acad. sc. Paris. T. C. **1885.**

— Sur le processus vaso-formatif qui préside à l'édification de la zone fonctionelle du placenta maternel dans le cobaye. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 8. T. III. **1886.**

— Sur une nouvelle espèce d'élément anatomique: la cellule placentaire de quelques rongeurs. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 8. T. II. **1885.**

Lee, R. On the structure of the human placenta and its connection with the uterus. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CXXII. **1832.**

Leopold, G. Ueber den Bau der Placenta. Arch. Gyn. Bd. XXXV. **1889.**

— Ueber deu Bau der Placenta. III. Kongr. d. Gyn. Ges. Leipzig **1890.**

— Uterus und Kind von der ersten Woche der Schwangerschaft bis zum Beginn der Geburt und der Aufbau der Placenta. Leipzig **1897.**

—, **Bott** und **Marchesi.** Zur Entwickelung und dem Bau der menschlichen Placenta. Arch. f. Gyn. Bd. LIX. Heft 2.

— Zur Anlage und zum Bau der menschlichen Placenta. Verh. Deutsch. Ges. f. Gyn. Verh. 8, Berlin.

Levison, F. Fruchtwasser und Hydramnios. Arch. Gyn. Bd. IX. **1876.**

Lieberkühn, N. Querschnitte von der Anlage der Allantois und der Harnblase von Meerschweinchen-Embryonen. Sitz.-Ber. Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg **1882.**

— Der grüne Saum der Hundeplacenta. Arch. Anat. u. Phys. **1889.**

Livon, Ch., et **Alezais, H.** Développement du cobaye. Arch. de phys. Sér. 5. T. X. No. 4. Oct.

Lochmann, F. Zur Anatomie u. Physiologie der Umbilicalgefäfse. Diss. Heidelberg. **1900.**

Löwe, Ludw. In Sachen der Eihäute jüngster menschlicher Eier. Arch. Gyn. Bd. XIV. **1879.**

Lombardini, L. Sulla placenta. Giorn. anat. fis. pat. Pisa. Vol. XXI. **1889.**

— Sulla placenta, ricerche. Pisa, T. Nistri e Co. **1897.**

de Loos, C. Cr. Das Wachstum der menschlichen Chorionzotten. Aus d. Leidener geburtsh. Klin. Inaug.-Diss. Freiburg. i. B. Leiden **1897.**

Lüsebrink, F. W. Die erste Entwickelung der Zotten in der Hundeplacenta. Anat. Hefte. Bd. II. **1892.**

Majewski, A. De substantiarum quae liquoribus amnii et allantoidis insunt rationibus diversis vitae embryonalis periodis. Dorpati. Diss. **1858.**

Marchand. Beiträge zur Kenntnis der Placentarbildung. Die Placenta des Kaninchens, mit Bemerkungen über die Placenta der Katze. Schriften d. Ges. z. Beförd. der ges. Naturw. zu Marburg. Bd. XIII. Abt. 3. **1898.**

— Noch einmal das Chorionepitheliom. Centralbl. Gyn. **1898.** No. 31.

— Ueber die sogenannten „decidualen" Geschwülste im Anschlufs an normale Geburt, Abort, Blasenmole und Extrauterinschwangerschaft. Monatsschr. Geb. u. Gyn. Bd. I.

— Ueber den Bau der Blasenmole. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXXII.

Marcy, H. O. The placental development in mammals. A unity of anatomical and physiological modality in all vertebrates. Ann. Anat. and Surg. **1882.**

Marotta, A. Studi sulla struttura dell' amnios del gatto. Atti Accad. sc. fis. e. mat. (Soc. Reale) Napoli. Ser 2. Vol. I. Appendice 2. Fasc. II, III. **1888.**

Maslus, Léon. De la genèse du placenta chez le lapin. Arch. biol. T. IX. **1889.**

Masquelin, H., and **Swaen, A.** Premières phases du développement du placenta maternel chez le lapin. Arch. biol. T. I. **1880.**

Mauthner, S. Ueber den mütterlichen Kreislauf in der Kaninchenplacenta, mit Rücksicht auf die in der Menschenplacenta bis jetzt vorgefundenen anatomischen Verhältnisse. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. CXVII. **1873.**

Maximow. *Zur Kenntnis des feineren Baues der Kaninchenplacenta. Arch. mikr. Anat. Bd. LI.* **1898.**
— *Die ersten Entwickelungsstadien der Kaninchenplacenta. Arch. mikr. Anat. Bd. LVII.* **1900.**
Mayer. *Nabelbläschen und Allantois. Nova Acta. T. XVII.* **1834.**
Meola. F. *Sulla struttura degl' involucri del feto umano. Riv. intern. med.-chir. Vol. I.* **1884.** *Abstract Centralbl. Gyn.* **1885.**
Merttens. *Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der menschlichen Placenta. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXX.*
Meyer, L. *Ueber die Blutmenge der Placenta. Centralbl. Gyn. Bd. II.* **1878.**
— *Die Entstehung der Placenta marginata. Diss. Würzburg.* **1890.**
— **R.** *Ueber die fötale Uterusschleimhaut. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXXVIII. Heft 2.*
Milne-Edwards, A. *Observations sur la conformation du placenta chez le Tamandua. Ann. sc. nat. Sér. 5. T. XV.* **1872.**
— *Recherches sur les enveloppes foetales du tatou à neuf bandes. C. R. Paris. T. LXXXVIII; Ann. sc. nat. T. VIII.* **1879.**
— *Sur la disposition des enveloppes foetales de l'aye-aye. C. R. Paris. T. XCIX.* **1884.**
Minot, Ch. S. *Ueber die mesothelialen Zotten der Allantois bei Schweinsembryonen. Anat. Anz. Bd. XVIII. No. 4/5.*
— *Bemerkungen zu dem Schröder'schen Uteruswerke. Anat. Anz. Bd. II.* **1887.**
— *Die Placenta des Kaninchens. Biol. Centralbl. Bd. X.* **1890.**
— *A theory of the structure of the placenta. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891.**
— *Uterus and embryo: I. Rabbit, II. Man. Journ. Morph. Bost. Vol. II.* **1889.**
Mochnatscheff. *Ueber die Beziehungen der schwangeren Gebärmutter und der Zahl der farblosen Zellen im Blute, das dieselbe durchströmt. Arch. Gyn. Bd. XXXVI.* **1889.**
Morawski, F. *Zur Anatomie der menschl. Placenta. Inaug.-Diss. Königsberg.* **1889.**
Nagel, W. *Beitrag zur Lehre von der Herkunft des Fruchtwassers. Arch. Gyn. Bd. XXXII.* **1889.**
— *Ueber die Entwickelung der Harnblase beim Menschen und bei Säugetieren. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Bd. XII.* **1892.**
Nahm. G. *Ueber die Herkunft und Aufgabe des Fruchtwassers. Inaug.-Diss. Würzburg.* **1888.**
Nasse, O. *Die Eihüllen der Spitzmaus und des Igels. Arch. Anat. u. Phys. Leipzig.* **1853.**
Nitabuch, Raissa. *Beiträge zur Kenntnis der menschlichen Placenta. Diss. Bern.* **1887.**
Nolf. *Étude des modifications de la muqueuse utérine pendant la gestation chez vespertilio murinus. Bull. de l'Acad. Royale de Belgique. Sér. 3. T. XXX.* **1895.**
— *Étude des modifications de la muqueuse utérine pendant la gestation chez le murin (Vespertilio murinus). Arch. biol. T. XIV.* **1895.**
Nowak. *Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des menschlichen Mutterkuchens. Anz. d. Akad. in Krakau.*
Nusbaum. J. *Zur Entwickelungsgeschichte der Placenta bei der Maus (weiſse Varietät). Anat. Anz. Bd. V.* **1890.**
Olivetti, Marco. *Ein Beitrag zur Kenntnis der ersten Allantoisbildung. Wien. med. Jahrb.* **1874.**
Opitz, W. *Ueber die Bedeutung des Fruchtwassers für die Ernährung des Kindes, blinde Endigung der Speiseröhre. Centralbl. Gyn. Bd. XI.* **1887.**
— *Vergleich der Placentarbildung bei Meerschweinchen, Kaninchen und Katze mit derjenigen beim Menschen. Verh. Ges. f. Geb. u. Gyn. zu Berlin, 10. Febr. 1899. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XLI.*
—, **E.** *Zur anatomischen Diagnose der Schwangerschaft. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XL. Heft 3.*
Orth, J. *Das Wachstum der Placenta foetalis und Boll's Prinzip des Wachstums. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. II.* **1878.**
Osborn, H. F. *Observations upon the foetal membranes of the opossum and other marsupials. Quart. Journ. micr. Sc. London. Vol. XXIII.* **1883.**
— *Upon the foetal membranes of the marsupials. Zool. Anz. Bd. VI.* **1883.**
— *The foetal membranes of the marsupials. Journ. Morph. Vol. I.* **1887.**
Owen, R. *Description of the membranes of the uterine foetus of the kangaroo. Mag. nat. Hist. Vol. I.* **1837.**
— *Description of the foetal membranes and placenta of the elephant (Elephas indicus Cuv.) with remarks on the value of placentary characters in the classification of the Mammalia. Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. CX.* **1857.**
Paladino, G. *Della genesi degli spazii intervillosi della placenta umana e del loro primo contenuto in paragone di parte consimile di alcuni mammiferi. Estratto del Rend. della R. Accademia delle scienze fisiche e matematiche di Napoli. Fasc. 6 e 7.* **1889.** *(Vergl. auch Arch. ital. biol. Vol. XXXII. III.)*

Paladino, G. *Della genesi e del tempo nel quale compaiono le cellule gigantesche nella placenta humana. Ibid.*
— *Per la struttura dei villi del corion umano nei primordii dello sviluppo e dei loro primi rapporti colla mucosa uterina. Rend. R. Accad. d. sc. fisiche e mat. di Napoli. Fasc. 8—11.* **1898.** *Dasselbe in Archives ital. biol. T. XXXI.*
— *Dei primi rapporti tra l'embrione e l'utero in alcuni mammiferi. Giorn. della Assoc. dei natur. e med. di Napoli. Vol. I.*
— *Sur la structure des villosités du chorion humain au début du développement, et sur leurs premiers rapports avec la muqueuse utérine. Arch. ital. de biol. T. XXXI. Fasc. 2.*
— *Sur la genèse des espaces intervilleux du placenta humain et de leur premier contenu, comparativement à la même partie chez quelques mammifères. Arch. ital. de biol. T. XXXII. Fasc. 3.* **1899.**
— *Di una cavità imbutiforme nel punto d'impianto sul corion del pedunculo addominale. Rend. Accad. sc. Napoli. Vol. VIII.* **1899.**
— *Della genesi degli spazii intervillosi e della loro communicazione coi vasi materni. Atti Soc. ital. ostet. e gin. Vol. VII.* **1900.**
— *Della decidua e della sua sostituzione alla mancanza del vitello nutritivo nell' uovo dei mammiferi durante i primi tempi dello sviluppo od avanti la circolazione placentare.*
— **R.** *Contribuzione alle conoscenze sulla struttura e funzione della vesicola ombelicale nell' uomo e nei mammiferi. L'Arte medica. Anno III.* **1901.**
Pazzi, M. *Sopra un caso di placenta dimidiata descritta dal C. Grillenzoni. Bull. sc. med. Anno 68(7). Vol. VIII. Fasc. 8.* **1897.**
Pels Leusden. *Ueber die serotinalen Riesenzellen und ihre Beziehungen zur Regeneration der epithelialen Elemente des Uterus an der Placentarstelle. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXXVI.*
Pestalozza, E. *Anatomia dell' utero umano in gravidanza et in travaglio. Milano* **1892.**
Peters. *Ueber die Einbettung des menschlichen Eies und das früheste bisher bekannte menschliche Placentationsstadium. Leipzig u. Wien* **1899.**
— *Ueber früheste menschliche Placentation. Monatsschr. Geb. u. Gyn. Bd. IX.* **1899.**
— *Beitrag zur Kasuistik der Vasa praevia und Gedanken zur Theorie der Insertio velamentosa. Ebenda Bd. XIII. Heft 1.*
Pfannenstiel. *Zur Frage des Syncytiums und des Deciduoma malignum. Centralbl. Gyn.* **1898.**
— *Ueber Eieinbettung und Placentarentwickelung. Verh. Deutsch. Ges. f. Gyn., 8. Vers. Berlin* **1899.**
Pinko, K. *Das Fruchtwasser und seine Bedeutung für die Frucht. Inaug.-Diss. Würzburg* **1888.**
Ponfick, Wilh. *Ueber Placenta praevia, insbesondere die Placenta praevia cervicalis. Berl. klin. Wochenschr. No. 35.* **1899.**
— *Ueber Placenta praevia cervicalis. Verh. Deutsch. Ges. f. Gyn., 8. Vers. Berlin.*
— *Zur Anatomie der Placenta praevia. Arch. Gyn. Bd. LX. Heft 1.*
Prenant, A. *La morphologie du placenta. Semaine méd. T. X.* **1890.**
v. Preuschen, F. *Die Allantois des Menschen. Eine entwickelungsgeschichtliche Studie auf Grund eigener Beobachtung. Wiesbaden* **1887.**
Prochownick, L. *Beiträge zur Lehre vom Fruchtwasser und seine Entstehung. Arch. Gyn. Bd. XI.* **1877.**
Pyle, J. P. *An experimental research on the utero-placental circulation. Philadelphia Med. Times. Vol. XIV.* **1884.**
Rauber, A. *Die Gastrula der Wirbeltiere und die Allantois. Zool. Anz. Bd. III.* **1880.**
Reid. *On the anatomical relations of the blood-vessels of the mother to those of the foetus in the human species. Edinb. med.-surg. Journ. Vol. IV. I. 41.*
Reinstein-Mogilowa, Anna. *Ueber die Beteiligung der Zellschicht des Chorions an der Bildung der Serotina und Reflexa. Arch. path. Anat. Bd. CXXIV.* **1891.**
Reitz. *Beiträge zur Kenntnis des Baues der Placenta des Weibes. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. LVII.* **1868.**
— *Placenta. Stricker's Handb. d. Gewebelehre. Bd. II.* **1872.**
Ribemont-Dessaignes, A. *Des placentas multiples dans les grossesses simples. Ann. gynéc. T. XXVII.* **1887.**
Ritgen, F. A. *Beiträge zur Aufhellung der Verbindung der menschlichen Frucht mit dem Fruchthälter und der Ernährung desselben. Leipzig u. Stuttgart* **1838.**
Robin, Ch. *Recherches sur les modifications graduelles des villosités du chorion et du placenta. Mém. Soc. biol. Paris.* **1854.**
— *Note sur les connexions anatomiques et physiologiques du placenta avec l'utérus. C. R. Soc. biol. Paris.* **1857.**

Robin, H. A. *Sur la morphologie des enveloppes foetales des chiroptères. C. R. Soc. biol. Paris. T. XCII.* **1881.**
Robinson. *Some points in the early development of Mus musculus and Mus decumanus, the relation of the yolk-sac to the decidua and the placenta. Meeting for the Brit. Association for the Adv. of Science Cardiff.* **1891.**
—, A. *The nutritive importance of the yolk-sac. Journ. Anat. and Phys. Vol XXVI.* **1892.**
Rogie. *Anomalies de régression du canal vitellin; diverticule de Meckel. Journ. sc. méd. Lille. T. II.* **1892.**
Rohr, Karl. *Die Beziehung der mütterlichen Gefäſse zu den intervillösen Räumen der reifen Placenta, speciell zur Thrombose derselben (weiſser Infarkt). Arch. path. Anat. Bd. CXV.* **1889.**
Rolleston. *On the placental structure of the tenrec (Centetes ecaudatus) and of those of certain other Mammalia with remarks on the value of the placental system of classification. Trans. Zool. Soc. London. Vol. V.* **1866.**
Romiti, G. *Sulla struttura e sviluppo della placenta (Rabbit). Riv. clin. Bologna.* **1873.**
— *Sul distacco della placenta. Riv. clin. Bologna.* **1876.**
— *Placenta (anatomia descriptiva e struttura). Encicl. med. ital.* **1887.**
— *Sur l'anatomie de l'utérus en gestation. Arch. ital. biol. T. XV.* **1891.**
— *Sull' anatomia dell' utero gravido. Mon. zool. ital. Vol. X.* **1899.**
— *Sul distacco della placenta nella donna.*
Rondino, A. *Un giovanissimo embrione umano con speciale considerazione agli annessi ed allo sviluppo della placenta. Arch. di ostetr. e ginecol. Anno 7. No. 1/2.*
— *Una rara anomalia di un embrione (umano) nei primissimi stadii di sviluppo. Arch. di ostetr. e ginecol. Anno 6. No. 10.* **1899.**
Rosner, A. *Ueber ungewöhnliches gegenseitiges Verhältnis der Eihäute von Zwillingseiern. Monatsschr. Geb. u. Gyn. Bd. V. Heft 6.* **1897.**
Ruge, C. *Die Eihüllen des in der Geburt befindlichen Uterus; Bemerkungen über den Ort und die Art der Ernährung des Kindes in demselben. In Schröder, H. Der schwangere und kreisende Uterus. Bonn* **1886.**
— *Ueber die Placenta. Arch. Gyn. Bd. XXIX.* **1887.**
— *Ueber die menschliche Placentation, Verh. d. Ges. f. Geb. u. Gyn. zu Berlin. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXXIX.* **1899.**
— *Bemerkungen zur frühesten Placentation nach Hubert Peters. Monatsschr. Geb. u. Gyn. Bd. IX.* **1899.**
— *Ueber die menschliche Placentation. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXXIX. Heft 3.* **1898.**
Ryder, J. *The origin of the amnion. Amer. Nat. Phil. Vol. XX.* **1886.**
— *The placentation of the two-toed ant-eater Cycloturus didactylus. Proc. Anat. nat. Sc. Philadelphia.* **1887.**
— *The vestiges of a zonary decidua in the mouse. Amer. Nat. Phil. XXI.* **1887.**
— *A theory of the origin of placental types and on certain vestigiary structures in the placenta of the mouse, rat and field-mouse. Amer. Nat. Phil. Vol. XXI.* **1887.**
Sandmeyer, W. *Ueber den Eiweiſsgehalt des Fruchtwassers. Inaug.-Diss. Marburg.* **1888.**
Schatz, F. *Die Gefäſsverbindungen der Placentarkreisläufe eineiiger Zwillinge, ihre Entwickelung und ihre Folgen. Arch. Gyn. Bd. XXIV.* **1884.**
— *Dasselbe. Ebenda Bd. XXVII.* **1885.**
— *Dasselbe. Ebenda Bd. XXIX.* **1888.**
— *Dasselbe. Ebenda Bd. LV. Heft 3.*
— *Dasselbe. Ebenda Bd. LVIII. Heft 1.*
— *Dasselbe. Ebenda Bd. LX. Heft 1.*
Schenk, L. *Beiträge zur Lehre vom Amnion. Arch. mikr. Anat. Bd. VII.* **1871.**
Schmidt, M. B. *Ueber Syncytiumbildung in den Drüsen der Uterusschleimhaut bei ektopischer Gravidität. Monatsschr. Geb. u. Gyn. Bd. VII.*
Schmorl. *Ueber groſszellige (decidua-ähnliche) Wucherungen auf dem Peritoneum und den Ovarien bei intra-uteriner Schwangerschaft. Monatsschr. Geb. u. Gyn. Bd. V. Heft 1.* **1897.**
Schroeder van der Kolk. *Waarnemingen over het maaksel van de menschelijke placenta en over haren bloeds-omloop. Verh. 1. K. Nederl. Inst. Amsterdam. R. 3. Bd. IV.* **1851.**
Schultze, B. S. *Das Nabelbläschen ein konstantes Gebilde in der Nachgeburt des ausgetragenen Kindes. Leipzig* **1861.**
— *Die Placentarrespiration des Foetus. Jenaische Zeitschr. Naturwiss. Bd. IV.* **1868.**
— **O.** *Ueber die Embryonalhüllen und die Placenta der Säugetiere und des Menschen. Sitz.-Ber. Phys.-med. Ges. Würzburg.* **1896.**
Selenka, E. *Zur Entstehung der Placenta des Menschen. Biol. Centralbl. Bd. X.* **1891.**
— *Atypische Placentation eines altweltlichen Schwanzaffen. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Suppl. II. Leiden* **1898.**

Selenka, E. *Blattumkehr im Ei der Affen. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. No 22.*
— *Bemerkungen zu voranstehendem Aufsatze Hubrechts. Biol. Centralbl. Bd. XIX. No. 5.*
— *Ueber ein junges Entwickelungsstadium des Hylobates Rafflesii. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München. Bd. XV. Heft 3.* **1900.**
Semon. *Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. Zool. Forsch. in Australien. Jena* **1895.**
Siedentopf. *Ueber die Placenta praevia. Münch. med. Wochenschr. Jahrg. 44. No. 25.* **1897.**
Siegenbeek van Heukelom. *Ueber die menschliche Placentation. Arch. Anat. u. Phys.* **1898.**
Soemmering. *Icones embryonum humanorum. Frankfurt* **1799.**
Spee, Graf. *Vorgänge bei der Implantation des Meerschweincheneies in der Uteruswand. Verh. Anat. Ges. Berlin* **1896.**
— *Ueber die Drüsenbildung und Funktion der Dottersackwand des menschlichen Embryo. Münch. med. Wochenschr. No. 33.* **1896.**
— *Ueber Vorgänge bei Bildung der Fruchthöhle im Uterus, speciell des Meerschweinchens und des Menschen. Mitt. Ver. Schleswig-Holsteinischer Aerzte.* **1891.**
— *Meerschweinchenuterus mit Ei. Verh. Anat. Ges.* **1891.**
— *Ueber die menschliche Eikammer und Decidua reflexa. Verh. Anat. Ges. Kiel* **1898.**
Spuler. *Beiträge zur Histologie der Blasenmole. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XL.* **1899.**
Steffeck. *Der weifse Infarkt der Placenta. In Hofmeier, Die menschliche Placenta.*
Strahl, H. *Ueber den Bau der Placenta. Sitz.-Ber. Ges. Beförd. d. ges. Naturw. Marburg.* **1888.**
— *Untersuchungen über den Bau der Placenta. I. Die Anlagerung des Eies an die Uteruswand. Arch. Anat. u. Phys.* **1889.**
— *Untersuchungen über den Bau der Placenta, I. (Forts.) Arch. Anat. u. Phys.* **1889.**
— *Ueber die Placenta von Putorius furo. Anat. Anz. Bd. IV.* **1889.**
— *Zur vergleichenden Anatomie der Placenta. III. Der Bau der Hundeplacenta. Arch. Anat. u. Phys.* **1890.**
— *Ueber den Bau der Placenta von Talpa europaea und über Placentardrüsen. Anat. Anz. Bd. V.* **1890.**
— *Untersuchungen über den Bau der Placenta. IV. Die histologischen Veränderungen der Uterusepithelien in der Raubtierplacenta. Arch. Anat. u. Phys.* **1890.**
— *Ueber Umwandlung einer gürtelförmig angelegten in eine doppeltscheibenförmige Placenta. Verh. Anat. Ges. Bd. V.* **1891.**
— *Untersuchungen über den Bau der Placenta. V. Die Placenta von Talpa europaea. Anat. Hefte. Bd. II.* **1892.**
— *Zur Kenntnis der Frettchenplacenta. Anat. Anz. No. 23.* **1896.**
— *Der Uterus gravidus von Galago agisymbanus. Schriften d. Senckenbergischen naturf. Gesellsch. zu Frankfurt a. M.* **1899.**
— *Eine neue Placentarform. Verh. Anat. Ges. Bonn* **1901.**
Strassburger, *Placenta circumvallata. Zeitschr. Geb. u. Gyn. Bd. XXXI.*
Strassmann. *Die Entstehung der extrauterinen Schwangerschaft. Berl. klin. Wochenschr. No. 36.* **1897.**
Van der Stricht. *La fixation de l'œuf de chauve-souris à l'intérieur de l'utérus (V. noctula). Verh. Anat. Ges. Tübingen* **1899.**
Sym, A. C. *On a case of vesicular placenta from a premature birth at the seventh month, the child being born alive. Edinb. med. Journ. Vol. XXXIII.* **1887.**
Tafani, A. *La circolazione nella placenta di alcuni mammiferi. Lo Sperimentale. Vol. LVI.* **1885.**
— *Sulle condizioni uteroplacentari della vita fetale. Arch. Scuola anat. pat. diretto. Pellizari, Firenze. Vol. IV.* **1886.**
— *La circulation dans le placenta de quelques mammifères. Arch. ital. biol. Vol. VIII.* **1887.**
Thoma, R., *und* **Fromherz, E.** *Ueber die lichte Weite der Placentararterien. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. VII. Heft 4.*
Tissot *dit* **Sanfin.** *Ueber Nebenplacenta. Inaug.-Diss. Berlin.*
Tourneux, F. *Note sur l'épithélium de la vésicule ombilicale chez l'embryon humain. C. R. Soc. biol. Paris. Sér. 9. T. I.* **1889.**
Turner, Wm. *On the gravid uterus and on the arrangement of the foetal membranes in the Cetacea. Trans. Roy. Soc. Edinburg. Vol. XXVI.* **1872.**
— *Note on the foetal membranes of the reindeer (Rangifer tarandus). Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XII.* **1878.**
— *On the foetal membranes of the eland (Oreas canna). Journ. Anat. and Phys. Vol. XIV.* **1879.**
— *De la placentation des cétacés comparée à celle des autres mammifères. Journ. zool.* **1872.**

Turner, Wm. *Observations on the structure of the human placenta. Journ. Anat. and Phys. London* **1873.**
— *On the placentation of the sloths (Choloepus hoffmanni). Trans. Roy. Soc. Edinb. Vol. XXVII.* **1873.**
— *On the placentation of seals (Halichoerus gryphus). Trans. Roy. Soc. Edinb. Vol. XXVII.* **1875.**
— *Lectures on the camparative anatomy of the placenta; first series. Edinburg* **1876.**
— *Note on the placentation of Hyrax. Proc. Roy. Soc. London. Vol. XXIV.* **1876.**
— *On the placentation of the lemurs. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CLXVI.* **1876.**
— *On the placentation of the Cap ant-eater (Orycteropus capensis). Journ. Anat. and Phys. London. Vol. X.* **1876.**
— *Some general observations on the placenta with especial reference to the theory of evolution. Journ. Anat. and. Phys. London. Vol. XI.* **1877.**
— *On the placentation of the lemurs. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XII.* **1877.**
— *A further contribution to the placentation of the Cetacea (Monodon monoceros). Proc. Roy. Soc. Edinb. Vol. IX. 103—110.* **1877.**
— *On the placentation of the apes, with a comparison of the structure of their placenta with that of the human female. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. LXIX.* **1879.**
— *On the cotyledonary and diffused placenta of the Mexican deer (Cervus mexicanus). Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XIII.* **1879-**
— *On the placenta of the hog-deer (Cervus porcinus). Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XIII.* **1879.**
— *An additional contribution to the placentation of lemurs. Proc. R. Soc. London. Vol. X.* **1888.**
— *On the placentation of Halicore dugong. Trans. R. Soc. Edinb. Vol. XXXV.* **1889.**
Ulesko-Stroganowa. *Beiträge zum mikroskopischen Bau der Placenta.* **1895.** *(Russisch.)*
Vernhout. *Ueber die Placenta des Maulwurfs (Talpa europaea). Anat. Hefte. Bd. V.* **1894.**
Virchow, Rud. *Ueber die Bildung der Placenta. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. IV.* **1854**, *und Ges. Abh. z. wiss. Med. Frankfurt* **1856.**
Viti, Arnaldo. *L'amnios umano nella sua genesi e struttura ed in rapporto all'origine del liquido amniotico. Siena* **1886.**
Vockeroth, C. *Beitrag zur Kenntnis von der Entstehung des Fruchtwassers. Diss. Greifswald.* **1878.**
Waldeyer, W. *Ueber den Placentarkreislauf des Menschen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Bd. VI.* **1887.**
— *Bemerkungen über den Bau der Menschen- und Affen-Placenta. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXV.* **1890.**
Walker, A. *Der Bau der Eihäute bei graviditas abdominalis. Arch. path. Anat. Bd. CXVII.* **1887.**
Watson, M. *On the female organs and placentation of the racoon (Procyon lotor). Proc. R. Soc. London. Vol. XXXII.* **1881.**
Weiss, V. *Ueber Placenta membranacea und ihre Beziehungen zur Placenta praevia. Wien. klin. Wochenschr. No. 51.* **1893.**
Weldon, W. F. R. *Note on the placentation of Tetraceros quadricornis. Proc. Zool. Soc. London.* **1884.**
Wenisclos. *De membrana decidua. Diss. Berlin.* **1848.**
Wiener, M. *Ueber die Herkunft des Fruchtwassers. Arch. Gyn. Bd. XVII.* **1881.**
Winkler, F. N. *Die Zotten des menschlichen Amnions. Jenaische Zeitschr. Naturwiss. Bd. IV.* **1868.**
— *Textur, Struktur und Zellleben in den Adnexen des menschlichen Eies. Jena, Herm. Dabis,* **1876.**
— *Erwiderung und Berichtigung zu „Ueber die Zotten des Amnions". Arch. Gyn. Bd. VII.* **1878.**
— *Zur Kenntnis der menschlichen Placenta. Arch. Gyn. Bd. IV.* **1872.**
Winogradow. *Ueber den Bau des menschlichen Amnions. Arch. Path. u. Anat.* **1872.**
Wiskott. *Ueber das Epithel der Chorionzotten. Inaug. Diss. Würzburg.* **1892.**
Young, A. H. *On some recent observations on the development und structure of the placenta. Med. Chron. Montreal. Vol. XIV.* **1891.**
Zarmella, E. *Sul diverso luogo d'inserzione placentare e della sua importanza sull'andamento del parto e sullo sviluppo del neonata. Rivista sc. med. Venezia. Vol. IX.* **1888.**

Berichtigungen und Zusätze zu Band I. 2. Teil.

1) FRANZ KEIBEL, Entwickelung der äußeren Form der Wirbeltierembryonen.

a) Auf p. 89 ist statt „der gleichfalls fußlosen Seps chalcides“ zu lesen: „der mit ganz kleinen Extremitäten ausgerüsteten“.

b) Auf p. 105, Figurenerklärung zu Fig. 42 statt „Fig. a—c 15:1“ „Fig. a—c 10:1“; dementsprechend wäre p. 106, Zeile 10 und 11 v. u. zu tilgen: „bei der gleichen Vergrößerung“.

c) Auf p. 115 in Fig. 48, Beutler (b) sind, wie auch aus der Figurenerklärung hervorgeht, die Figuren bei β und γ verstellt. Der Embryo, der unter γ steht, ist der jüngere; er sollte mit β, der bei β mit γ bezeichnet werden.

Register.

A.

E.

F.

G.

H.

I.

J.

K.

L.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

X.

Z.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.





